Archiv für mikroskopisc... Anatomie und Entwicklungs...

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Sechsundfünfzigster Band.

Mit 35 Tafeln und 117 Textfiguren.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1900.

Inhalt.

Vergleichende Entwicklungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren.

Ueber ein neues normales Organ des Menschen und der Säugethiere.

Von

Dr. med. et phil. **Otto Aichel,**
Assistent der Univ.-Frauenklinik zu Erlangen.

Hierzu Tafel I, II und III und eine Abbild. im Text.

Inhalts-Verzeichniss.

Einleitung.

Die Nebennieren, seit 1563 (Eustachius) bekannt, haben stets das Interesse der Anatomen, Embryologen und Physiologen lebhaft in Anspruch genommen.

Zahlreiche Forscher befassten sich mit der Morphologie, dem feineren Bau und der Entwicklung der Nebennieren. Dieses schien um so wichtiger, als die Bemühungen der Physiologen, Klarheit über die Thätigkeit dieses Organs zu erhalten, scheiterten. Wie wenig die Arbeiten bisher von Glück begünstigt waren, wird am deutlichsten durch die zahllosen Vermuthungen und Behauptungen über die Bedeutung der Nebennieren für den Körper und ihre Beziehungen zu anderen Organen klargelegt.

Nach der Entdeckung der sogenannten „accessorischen Nebennieren" warf man sich von neuem mit Eifer auf die Erforschung der Herkunft der versprengten Nebennieren und der Nebennieren selbst. Neben den Embryologen beschäftigten sich nunmehr auch die Gynäkologen eifrig mit diesen Fragen, bis auch sie die Herkunft der versprengten Nebennieren im Dunkel der Cohnheim'schen Theorie verschwinden liessen.

Zur Klärung der Frage über die Herkunft der versprengten Nebennieren war es durchaus nothwendig zu wissen, wie die Nebennieren selbst sich entwickeln. So zahlreich die Arbeiten über die Nebennierenentwicklung sind, nahezu so verschieden sind auch die Ansichten. Fast alle Wirbelthierklassen wurden geprüft, ohne dass man ein einheitliches Bild erhalten hätte, die Säugethiere wurden am meisten vernachlässigt.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf niedere und höhere Wirbelthiere, sowie auf den Menschen.

Es gelang mir festzustellen, dass in der ganzen Wirbelthierreihe die Entwicklung der Nebennieren übereinstimmt. Die augenblicklich geltenden Anschauungen über die Entwicklung können nach diesen Untersuchungen nicht mehr aufrecht erhalten werden. An Stelle der jetzt in der Wirbelthierreihe geltenden Homologie der Nebennieren setze ich eine neue.

Sehr wichtig scheint mir das Ergebniss, dass die sogenannten „accessorischen Nebennieren", die man beim Weibe im Ligamentum latum, beim Manne in der Nähe des Hodens und des Samenstranges findet, normale Gebilde darstellen.

Da meine Untersuchungen in so schroffem Gegensatze zu den augenblicklich geltenden Ansichten stehen, halte ich es für geboten, einen etwas weiteren Ueberblick über die früheren Forschungen zu geben, bevor ich meine Ergebnisse mittheile.

I. Theil.

Die Entwicklung der Nebennieren bei den Wirbelthieren.

A. Die früheren Befunde.

In dieser Zusammenstellung früherer Arbeiten habe ich es unterlassen, den feineren Bau der Nebennieren zu berücksichtigen, da die früheren Befunde über den feineren Bau in der Literatur schon vorliegen, auch würde es zu weit geführt haben, ohne wesentlich Neues zu Tage gefördert zu sehen.

Dagegen möchte ich die Morphologie nicht gerne entbehren und gebe zunächst eine Uebersicht über die Arbeiten, welche sich mit der Morphologie der Nebennieren bei den verschiedenen Wirbelthieren beschäftigen.

A. Anamnier.

I. Akranier.

Fehlt.

II. Cyclostomen.

Ecker (25), Johannes Müller (65).

III. Fische.

Balfour (5), Blumenbach (10), Delle Chiare (18), Ecker (25), Gruby (32), Jacobson (45), Leydig (52), Nagel (66), Retzius (76), Stannius (95), Stannius & Siebold (94), Semper (93), Wenckenbach (112), Wiedersheim (113). Ziegler (117).

IV. Amphibien.

Leydig (52), Meckel (56), Owen (69), Roesel (77), Semon (92), Swammerdam (100).

B. Amnioten.

I. Reptilien.

Bojanus (12), Braun (14), Ecker (25), Leydig (52), Meckel (56), Morgagni (64), Nagel (66), Oesterlen (67), Perault (70), Rathke (73), Retzius (76), Weldon (100).

II. Vögel.

Brandt (13), von Brunn (15), Ecker (25), Haller (36), His (41), Hoffmann (42), Meckel (56), Perault (70), Rabl (72), Remak (75), Semon (92), Weldon (110).

III. Säugethiere.

a) Monotremen.

Fehlt.

b) Marsupialier.

Meckel (56).

c) Placentarier.

1. Edentaten.

Fehlt.

2. Cetomorphen.

Bartholin (6), Hunter (43), Meckel (56), Seger (90).

3. Ungulaten.

Ecker (25), Gottschau (30), Janosik (46), Koelliker (49), Meckel (56), Pfaundler (71), Stilling (97).

4. Proboscidier.

Kamper (16), Meckel (56), Perault (70).

5. Rodentien.

Daubenton (22), Duvernoy (24), Gottschau (30), Koelliker (49), Mitsukuri (61), Perault (70), Scheuchzer (85).

6. Insectivoren.

Daubenton (22), Duvernoy (24 b), Ecker (25), Meckel (56), Seger (90).

7. Chiropteren.

Meckel (56).

8. Carnivoren.

von Brunn (15), Daubenton (22), Ecker (25), Kulmus (51), Meckel (56), Moehring (62), Perault (70), Schellhammer (83), Seger (90), Steller (96), Sue (99).

9. Prosimien.

Meckel (56).

10. Primaten.

Arnold (3), Bischoff (9), Bock (11), Gegenbaur (28), Gottschau (30), Hutschke (44), Leydig (52), Meckel (56), Milne Edwards (60), Müller J. (65), Sappey (82), Seiler (91), Valentin (104), Wiedersheim (113).

Das Ergebniss aller Arbeiten kurz zusammengefasst giebt uns folgende Darstellung der Morphologie der Nebennieren:

Die Ansicht Blumenbach's (10), dass nur die lungenathmenden Thiere Nebennieren besitzen, ist als widerlegt zu betrachten, nachdem bei Elasmobranchiern, Ganoiden und Teleostiern Gebilde aufgefunden wurden, die den Nebennieren höherer Thiere wohl gleich zu stellen sind. Auch für Amphibien ist nach den bisherigen Befunden das Vorhandensein von Nebennieren mit Sicherheit anzunehmen, sie liegen entweder ventral von der Niere (Anuren) oder an deren medialem Rand (Urodelen). Bei Reptilien finden sich ebenfalls Nebennieren, sie liegen bei Sauriern und

Ophidiern links entfernt von der Vena renalis revehens, rechts entfernt von dem Stamm der beiden Hohlvenen nahe an den Ovarien und Nebenhoden. Bei Cheloniern bilden die Nebennieren viellappige untereinander verbundene Abschnitte, die unmittelbar auf der Niere liegen. Bei Vögeln sind die Nebennieren bekannt, und für das Vorhandensein von Nebennieren bei allen Säugethieren liegt eine genügende Anzahl von Befunden vor.

Wir können demnach behaupten, dass allen Wirbelthieren Nebennieren zukommen mit Ausnahme der Akranier und Cyclostomen. Bei diesen (Myxinoiden) sind Organe als Nebennieren gedeutet worden, deren Lage und Aufbau diese Deutung nicht mit Sicherheit zulässt.

In den Nebennieren kann man zwei Abschnitte unterscheiden, einen an Nervenbestandtheilen armen, die sogenannte Rinde, und einen an Nervenbestandtheilen reichen, das sogenannte Mark der Nebennieren. Bei den Amnioten bilden die Nebennieren eine einheitlich in sich abgeschlossene Masse, die bei den Sauropsiden längliche, glatte oder gelappte Organe darstellt. Diese befinden sich in unmittelbarer Nähe der keimbildenden Drüsen. Bei Säugern liegen sie den Nieren an.

Bei den Anamniern dagegen finden wir eine Trennung von Mark und Rinde in der Weise, dass wir erstens eine Reihe von paarigen Organen finden, die auf den Sympathicus zurückgeführt werden, zweitens ein unpaares Gebilde, das aus dem Mesoblast stammen soll. Jene würden dem Marktheil, dieses dem Rindentheil der Nebennieren der Amnioten entsprechen.

Es scheint meines Erachtens nicht berechtigt zu sein, die bei den verschiedenen Wirbelthierklassen als Nebennieren angesprochenen Gebilde mit Sicherheit als gleichwerthig zu betrachten, so lange über die Entwicklung nicht völlige Klarheit herrscht.

Vergleicht man die Grössenverhältnisse zwischen Nebennieren und Nieren bei den verschiedenen Säugethierklassen, so beobachtet man, dass der Nebenniere des Menschen eine Eigenthümlichkeit zukommt, die im scharfen Gegensatz zu den Befunden bei allen übrigen Säugethieren steht. Der Umfang der Nebennieren des neugeborenen Menschen und der menschlichen Frucht ist im Verhältniss zur Niere und allen andern Organen, ausgenommen der Thymusdrüse, ein viel grösserer als beim erwachsenen Menschen. Beim Neugeborenen sind die Nebennieren

um ein Drittel grösser als die Nieren, bei der Frucht im vierten Monat um die Hälfte grösser, während beim Erwachsenen sich ein Verhältniss von etwa 1 : 28 findet.

Wenn auch die Angaben über das Verhältniss der Nebennieren zu den Nieren beim Erwachsenen sehr schwanken, so geht doch aus ihnen hervor, dass bei der menschlichen Frucht die Nebennieren viel grösser sind, als beim Erwachsenen. Bei allen übrigen Säugethieren dagegen ist die Nebenniere während des Gebärmutterlebens ebenso wie im erwachsenen Zustand kleiner als die Niere.

Erwähnt sei noch, dass eine Lageverschiedenheit beider Nebennieren gefunden wurde, so soll die rechte Nebenniere stets weiter schwanzwärts gelagert sein als die linke. Dieses Verhalten wurde nachgewiesen bei Reptilien [Ecker (25), Braun (14)], beim Kaninchen [Gottschau (30)], beim Pferd [Pfaundler (71)], beim Rind [Stilling (97)].

Eingehender müssen wir auf die Entwicklungsgeschichte der Nebennieren eingehen. Auch hier soll eine Zusammenstellung der Arbeiten, die für die Kenntniss der Entwicklung in den verschiedenen Thierklassen von Bedeutung sind, einen klaren Ueberblick ermöglichen.

Fische:

Balfour (5), Leydig (52), Semper (93), Wenckenbach (112), Weldon (110), van Wijhe (115), Ziegler (117).

Amphibien:

Leydig (52), Semon (92).

Reptilien:

Braun (14), Hoffmann (42), Leydig (52), von Mihalcovics (58), Rathke (73), Stannius (95), Waldeyer (106), Weldon (110).

Vögel:

Brand (13), von Brunn (15), His (41), Janosik (46), Rabl (72), Remak (75), Sedgwick (89), Valenti (103), Waldeyer (106), Weldon (110).

Säuger:

Arnold (2), Bischoff (9), von Brunn (15), Ecker (25), Gottschau (30), Jasonik (46), Inaba (47), Koelliker (49), Meckel (56), Mihalcovics (58), Mitsukuri (61), Müller (65), Sedgwick (89), Semon (92).

Ueber die Entwicklung der Nebennieren bei **Fischen** ist Folgendes bekannt. Man hat bei Selachiern zwei verschiedene Gebilde gefunden, die beide mit dem Namen „Suprarenalkörper“ belegt wurden. Das eine dieser Gebilde ist paarig, es besteht aus abschnittweise an-

geordneten Körpern, welche den Zweigen der Aorta dorsalis aufsitzen. Sie beginnen dicht hinter dem Herzen und erstrecken sich bis an's Ende der Leibeshöhle. Jeder Körper ist gelappt und zeigt eine deutliche Trennung in zwei ihrem Aufbau nach verschiedene Theile, eine Rinde, die aus säulenartig angeordneten Zellen besteht und einem Mark, das aus unregelmässigen, vieleckigen Zellen zusammengesetzt ist. Leydig (52) zeigte zuerst, dass diese Körper in inniger Beziehung zum Sympathicus stehen, und dass im Mark derselben zahlreiche Ganglienzellen enthalten sind.

Das zweite Organ, welches in dem Namen „Suprarenalkörper" enthalten ist, besteht aus einer einzigen Zellmasse, die zwischen der Aorta dorsalis und der unpaaren Vena caudalis gelegen zu beiden Seiten von den hinteren Abschnitten der Nieren begrenzt ist. Nach vorn greift die Zellmasse über die paarigen Suprarenalkörper hinweg, ohne sich mit ihnen zu verbinden. Stets bleiben die Körper deutlich von einander getrennt. Der Hauptsache nach besteht der unpaare Körper aus Fett, und es sollen sich in ihm „helle, bläschenförmige Kerne", wie Leydig (52) angiebt, befinden. Balfour (5) macht den Vorschlag, diesen Körper „Interrenalkörper" zu nennen.

Balfour (5), behauptet ferner, dass die paarigen Suprarenalkörper sich aus den sympathischen Ganglien entwickeln sollen und daher aus dem Epiblast stammen. Die sympathischen Ganglien sollen sich nach ihrer Anlage in einen gangliösen und einen Drüsentheil spalten. Aus dem einen Abschnitt entwickeln sich dann die sympathischen Ganglien des erwachsenen Thieres, der andere Abschnitt wird zu den paarigen Suprarenalkörpern umgewandelt. Der Interrenalkörper dagegen soll sich aus „indifferenten Mesoblastzellen" entwickeln [Balfour (5)].

Für diese Befunde Balfour's (5) sprachen die vergleichend-anatomischen Untersuchungen Leydig's (52) bei Knochenfischen und Amphibien. Dieser fand, dass die sympathischen Ganglien von gelblichen Körpern begleitet oder eingeschlossen werden, die mit der Marksubstanz der Nebennieren der Säuger und des Menschen Aehnlichkeit besitzen. Daher nimmt Leydig (52) an, dass bei niederen Wirbelthieren einem jeden sympathischen Ganglion ein Theil der Nebennieren beigeordnet sei. Einen gegensätzlichen Standpunkt zu diesen Anschauungen nimmt Semper (93) ein, der die Suprarenalkörper der Plagiostomen aus dem Mesoderm sich entwickeln liess.

Weldon (110) nimmt an, dass die Nebennieren der Selachier von den Urnieren abzuleiten seien.

Ein späterer Forscher, van Wijhe (115), bestätigt die Entdeckung Balfour's (5), dass jeder Abschnitt der Suprarenalkörper mit dem zugehörigen sympathischen Ganglion als eine zellige Verdickung des Rückenmarknerven auftritt. Allmählich entfernt er sich von diesem, während er nur durch feine Nervenfäden mit demselben verbunden bleibt. Eine Betheiligung der Mesomeren an der Bildung dieses Ge-

bildes wird von ihm ausgeschlossen. Doch giebt er zu, dass er die Behauptung, Mesenchymzellen wüchsen in die erste Anlage hinein, nicht widerlegen könne. Der „Interrenalkörper" soll als eine Wucherung des Leibeshöhlenepithels an der Wurzel des Gekröses zuerst auftreten. Er zeigt sich zuerst als eine paarige Anlage, die abschnittweise auftritt. Die beiden Anlagen sollen aber sofort miteinander zu dem unpaaren Interrenalkörper verschmelzen. Die anfängliche Segmentirung erklärt er dadurch, dass das Organ als eine Wucherung der Splanchnopleura von Hypomeren entsteht.

Dieses Gebilde soll nach Lage und Entstehung dem von Wenkenbach (112) und Ziegler (117) bei Knochenfischen unter der Aorta beschriebenen Strang, aus welchem sich Blutkörperchen bilden, sehr ähnlich sein.

Die Anschauungen über die Entwicklung der Nebennieren bei **Amphibien** war bis vor Kurzem auf vergleichend anatomische Arbeiten gestützt. Leydig (52) war es, der zuerst eine Beziehung zwischen Nebennieren und Sympathicus bei Salamandra maculata und Proteus anguineus feststellte.

Von Semon (92) erhielten wir eine werthvolle Arbeit, die sich mit der Entwicklung der Nebenniere bei einem Vertreter der Gymnophionen, Ichthyophis glutinosus, beschäftigt. Nach Semon entwickeln sich die Nebennieren bei Ichthyophis unmittelbar aus dem Epithel der Malpighi'schen Körperchen der Vorniere. Dieses bildet sich in die Stränge der Nebenniere um, während die Gefässe mit den dazu gehörigen Aussen- und Innentrichtern untergehen. Den genannten Uebergang von Vorniere in Nebenniere zu beobachten war Semon nicht im Stande, da ihm die genügende Anzahl von Reihen nicht zur Verfügung stand. Semon sagt über seine Ergebnisse folgendes: „Ichthyophis demonstrirt uns so zu sagen ad oculos, dass die interrenale Nebenniere nichts anderes ist als der distale umgebildete Leibeshöhlenabschnitt des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere. . . . . Als Produkt des Malpighi'schen Körperchens ist sie ebenfalls eine paarige Bildung, die bei Selachiern allerdings sekundär unpaar wird, bei Ichthyophis ab und zu Neigung zum Zusammenfliessen zeigt, aber hier wie im allgemeinen bei Amphibien und Amnioten als dauernd paarige Bildung zu bezeichnen ist." Dieses Gebilde, dessen Entwicklung Semon uns vorführt, entspricht dem Interrenalkörper der Fische. Ueber den nervösen Theil der Nebenniere konnte er bei seinen Untersuchungen keine Angaben machen. Die Untersuchung der Entwicklung war „bei der ungewöhnlich schwachen Ausbildung des Grenzstranges" eine äusserst schwierige. Unveränderte sympathische Ganglienzellen konnte Semon niemals im nervösen Theil der Nebenniere nachweisen, ebenso wenig Nervenfasern. Bei Fröschen dagegen gelang es ihm Nervenzellen in der Nebenniere zu finden.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Nebennieren bei **Reptilien** giebt Rathke (73) eine Beschreibung. Die Nebennieren sollen sich bei

der Natter zu beiden Seiten der Aorta bilden. Sie treten als dünne vorn verdickte Streifen auf, die nach hinten spitz auslaufen, kenntlich sind sie durch ihre gelbliche Farbe. Jeder Streifen besteht aus dünnen Querstreifen, die durch Gefässe der Aorta getrennt werden. In späteren Entwicklungsstufen sind die Gebilde geschlängelt und rauh, wodurch eine auffallende Aehnlichkeit zwischen ihnen und der Oberfläche des menschlichen Gehirns hervorgerufen werde.

Waldeyer (106) nimmt an, dass die Nebennieren als Rest des Wolff'schen Körpers aufzufassen seien, einen entwicklungsgeschichtlichen Beweis hat er nicht geliefert, seine Ansicht stützt sich nur auf die Lagerung im Mesorchium und Mesovarium. Franz Leydig (52) schliesst sich in Bezug auf die Eidechsen Waldeyer (106) an. Stannius (95) hat angegeben, dass die Nebennieren dauernd in naher Beziehung zu den Geschlechtsdrüsen blieben.

Nach Braun (14) beginnt die Entwickelung der Nebennieren erst, wenn die Anlage der Vena cava vorhanden ist; er versteht unter dieser ein Gefäss, das bauchwärts von der Aorta liegt, in der Höhe des Herzens einfach, weiter nach hinten aber doppelt ist. Die Nebennieren bestehen aus einem Paar länglicher gelblicher Körper, welche zwischen der Vena renalis revehens und den Geschlechtsdrüsen liegen. Sie setzen sich aus zwei Bestandtheilen zusammen. Erstens aus Massen von braunen Zellen, die an der Rückseite des Gebildes liegen, und sich wie manche Zellen der Nebennieren von Säugern mit Chromsäure tief färben. Zweitens aus unregelmässigen Strängen, die theilweise mit einem Hohlraum versehen zu sein scheinen, in dem fettähnliche Körperchen angehäuft sind. Die auf der Rückseite gelegenen Massen entwickeln sich aus dem Sympathicus in derselben Weise wie die paarigen Suprarenalkörper der Elasmobranchier, während die mit fettähnlichen Körperchen angefüllten Stränge sich aus indifferenten Mesoblastzellen entwickeln, und zwar als eine Verdickung an den lateralen Wandungen der Vena cava inferior und der Cardinalvenen, welche mit jener zusammenstossen. Bemerkenswerth ist noch ein Ausspruch Brauns (14): „Eines Umstandes muss ich noch erwähnen, der mir viele Mühe gemacht hat; die Anlage der Nebennieren kommt öfters sosehr in die Nähe der von der äusseren Capsel der Malpighi'schen Körperchen entstammenden Segmentalstränge, aus welchen die Hodenkanälchen hervorgehen, dass man mitunter an einen Zusammenhang zwischen Nebennieren und Segmentalstrang glauben möchte. Wenn auch solche Stränge nicht gerade zu den Seltenheiten zählen, so glaube ich sie doch als auf Täuschung beruhend ansehen zu müssen; erstens tritt die Nebenniere auf, wenn die Segmentalstränge noch nicht vorhanden sind; solange letztere noch klein sind, sind sie gegen die Nieren abgegrenzt, und selbst bei ihrem weiteren Wachsthum lässt sich der scheinbare Zusammenhang mit den Querstreifen der Nebenniere lange nicht bei allen Segmentalsträngen sehen, vielmehr nur dann, wenn die Querstreifen der Nebennieren besonders schräg getroffen sind."

Es betrachtet also Braun (14) diese Befunde als auf Trugbildern beruhend, umsomehr als er glaubt, es sei ihm gelungen den Nachweis zu bringen, dass der zweite Theil der Nebenniere aus einem ganz andern Gewebe seinen Ursprung nimmt, nämlich aus dem Sympathicus oder dessen Grenzstrang.

Weldon (110) nun weist nach, dass die Rindenschicht der Nebennieren in ihrer Entwicklung mit den Blutgefässen nicht das Geringste zu thun habe. Vielmehr entstammt die Rindenschicht einer Zellmasse, die von dem Epithel der inneren Seite der vorderen Glomeruli der Urniere auswächst. Aus dieser Zellmasse entwickelt sich aber nicht allein die Nebenniere, sondern es entsteht die Nebenniere aus ihrem rückwärts gelegenen Abschnitt, der vordere Theil, welcher sich in späteren Entwicklungsstufen vom ersteren trennt, tritt in Verbindung mit der Geschlechtsdrüse. Aus ihm sollen dann die Ccni vasculosi des Hodens entstehen. Beide Anlagen werden im weiteren Verlaufe durch dazwischentretende Gefässe getrennt.

Mihalcovics (58) war in der Lage nachzuweisen, dass die Sexualstränge nicht von der Urniere, sondern vom Leibeshöhlenepithel abstammen ebenso angeblich die Anlagen der Nebennieren. Doch sei ein Unterschied in der Entwickelung beiderlei Gebilde vorhanden. Die Zellstränge der Nebennieren sollen durch eine unmittelbare Wucherung des Leibeshöhlenepithels, die Sexualstränge aber indirekt durch Einwanderung „grosser Geschlechtszellen“, dann durch „Herausdifferenzieren seitens deren Nachkommen“ entstehen. In der Gegend, die kopfwärts von der Geschlechtsleiste liegt, liefere das Leibeshöhlenepithel neben der Wurzel des Gekröses durch Wucherung nur Stränge der Nebenniere, vom oberen Drittel der Geschlechtsleiste angefangen schwanzwärts entständen keine Nebennierenstränge mehr, hier fände nur die „Herausdifferenzirung“ von Sexualsträngen statt. Zwischen beiden Abschnitten läge eine gemischte Zone, in der die Sexualstränge mit den Nebennierensträngen zusammenhängen. Dieser Zusammenhang wird an dem Stiel der Geschlechtsdrüsen bald durch dazwischentretende Gefässe getrennt. Aus dem einen Haufen werden die Nebennierenstränge, aus dem andern die Sexualstränge gebildet.

Die Befunde Weldons (110) bei Reptilien fanden Bestätigung in der Untersuchung Hoffmanns (42). Er findet, dass von der inneren Wand der Malpighi'schen Körperchen ein solider Zellstrang entspringt, der sich in einen vorderen und einen hinteren Zellstrang theilt, der hintere Fortsatz liefert die Nebenniere. Hoffmann (42) bemerkt ferner, dass schon bei jungen Entwicklungsstufen der grosse Blutreichthum der Nebenniere auffalle, wodurch oft Kanälchen vorgetäuscht würden.

Die ersten Angaben über die Nebennierenentwicklung der Vögel finden sich bei Remak (75). Er beschrieb zuerst ein besonderes Nervensystem für den Geschlechtsapparat, das er mit dem Namen „Geschlechtsnervensystem“ belegte. Aus dem Kopftheil dieses Geschlechtsnerven-

systems sollte sich die Nebennierenanlage bilden. Dieser Befund Remaks bei Vögeln entspricht den uns bekannten Mittheilungen Balfours (5) bei Selachiern, zeitlich liegt der Remak'sche Befund früher. Es soll die Nebennierenanlage anfangs aus Zellmassen sich zusammensetzen, die durchaus die Eigenthümlichkeiten der Ganglienzellen aufweisen, bald aber zeigt sich ein Gegensatz zwischen einem Rinden- und einem Marktheil. In der Rindenschicht zeigen sich durchsichtige mit Körnern erfüllte Zellen, während die centralen Zellen ihre Eigenschaft als Ganglienzellen behaupten, und überdies zahlreiche feine Fasern erkennen lassen.

His (41) nahm an, dass die Nebennieren als Reste des Wolff-schen Körpers aufzufassen seien, eine Annahme, der sich Waldeyer (106) anschloss.

Von Brunn (15) macht uns über die Nebennierenentwicklung beim Hühnchen folgende Angaben: Die erste Anlage tritt zwischen der 96. und 120. Stunde der Bebrütung auf. Sie entwickelt sich aus Zellen des mittleren Keimblattes im engsten Zusammenhang mit den Wandungen der grossen Unterleibsgefässe. Auch hier finden sich zwei verschiedene Gewebe, die aus besonderen Blastemen entstehen, das für die Rinden liegt der Aorta das für das Mark der Cardinalvene näher. Eine Beziehung der Nebennieren zu dem Geschlechtsnervensystem scheint ihm unwahrscheinlich zu sein, da die Nebennierenanlage bereits am fünften, der Geschlechtsnerv erst am achten Tage auftritt. Einen Beweis hierfür findet er ferner darin, dass eine Sonderung in Rinde und Mark durch Ansammlung von Fettkörnchen in der aussen gelegenen Zone erst später auftritt, sodass man in den Nebennieren älterer Embryonen, bei denen die Gewebe ebenso scharf von einander getrennt sind wie beim erwachsenen Thier, noch keine mit Fetttröpfchen erfüllte Rindenzellen findet.

1883 veröffentlichte Janosik (46) eine Arbeit, nach welcher wir den ersten Anfang der Nebennieren vom Peritonealepithel ausgehend zu betrachten haben. Er bemerkt zu seinen Untersuchungen an der Wachtel und der Taube, dass er nur Anfangsstufen untersucht habe. Die Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel werde sehr frühzeitig durch das Auftreten der Vena vertebralis aufgehoben.

Auch Weldon (110) berichtet über Untersuchungen, die er beim Hühnchen angestellt hat; seine Ergebnisse waren nicht erfolgreich, er sagt: „The exact mode of origine of these cells I have been unable to determine." Wir wir gesehen haben, führten seine Untersuchungen bei den Reptilien zu günstigerem Ergebniss.

Der zuerst von Weldon (110) beobachtete Zusammenhang der Nebennierenanlage mit den „Sexualsträngen" (Mihalcovics) oder „Segmentalsträngen" (Braun) wurde von Semon (92) bei Vögeln gesehen. Er sagt: „Bei aufmerksamer Durchmusterung einer grossen Anzahl von Schnitten (Quer- und Frontalschnitte sind am geeignetsten) wird

man immer Bilder treffen, die die Abstammung der fraglichen Stämme von Kanälchen der Urniere bei älteren Embryonen auch von der Kapsel der Malpighi'schen Körperchen unzweideutig erweisen. Man sieht, dass sich ab und zu aus der Wandung einer Kapsel ein solider Zapfen vorbuchtet, der unter mannigfachen Krümmungen, unregelmässigen Theilungen, Netzbildungen weiterwächst. Diese Unregelmässigkeit des Wachsthums macht die Beobachtung so überaus schwierig, denn höchst selten und nur zufällig wird ein Zapfen auf eine grössere Strecke hin in seiner Längsrichtung getroffen. Trifft man einmal einen Längsschnitt, so ist er gewöhnlich umgeben von quer und schief getroffenen Zapfen. Von der ganzen medialen Seite der Urniere wuchern die Zapfen in der oben geschilderten Weise nach der Mittellinie zu, ein stückweit in das benachbarte Bindegewebe. Sie werden bei der Bildung zweier sehr differenter Organe verwendet, der Keimdrüse und der Nebenniere. Zur Bildung des Drüsentheils der letzteren werden die mehr dorsalwärts gelegenen Zapfen gebraucht. Auf ihre weiteren Schicksale soll hier nicht weiter eingegangen werden. Stammt der Zapfen aus einem Kanälchen, wie erwähnt das ungleich seltenere Vorkommniss, so entsteht er doch immer dicht an der Einmündungsstelle des Kanälchens in den Malpighi'schen Körper."

Valenti's (103) Befunde beim Hühnchen kommen nahezu auf dasselbe hinaus, was Janosik (46) mittheilt. Er beobachtete das Erscheinen der Nebennieren in der 97. Brutstunde und zwar als eine Verdickung des Leibeshöhlenepithels neben der Keimleiste. Wir hätten also dicht an der Abgangsstelle des Gekröses eine Vorbuchtung des Leibeshöhlenepithels (Nebennierenanlage), daneben näher an der Urniere eine zweite Vorbuchtung (Keimleiste). Die Zellvermehrung befindet sich etwa in der Höhe des obern und mittleren Drittels des Wolff'schen Ganges.

1890 kommt Janosik (46) noch einmal auf die Nebennierenentwicklung der Vögel zurück. Er bleibt auf seiner früheren Ansicht stehen. Beim jungen Hühnchen bestehe eine Zellwucherung des Leibeshöhlenepithel in der ganzen Länge der Geschlechtsleiste, auch greife sie auf den Anfang des Gekröses über. Janosik meint, man könne nicht in Versuchung kommen, die Epithelstränge der Nebennierenanlage von den Urnierenkanälchen oder den Glomerulisher zuleiten, da alle diese Gebilde ziemlich weit von einander entfernt lägen. Erst in späterer Zeit gelangten die Nebennierenanlagen mehr in die Tiefe und drängten sich besonders bei Vögeln in ihrem hinteren Ende gegen die Kanälchen der Urniere. Einen Zusammenhang mit diesen, der auf eine Betheiligung der Urnierenkanälchen bei der Bildung der Nebennieren schliessen liesse, konnte er trotz sorgfältiger Durchmusterung vieler lückenloser Reihen aus den verschiedensten Entwicklungsstufen niemals nachweisen. Endlich gibt Janosik (46) an, die Vermuthung, dass das Nervensystem sich an der Entwicklung der Nebennieren betheilige, könne beim Hühnchen noch leichter als bei den Säugethieren

auftauchen. Es läge dieses aber nur daran, dass Anfangsstufen übersehen wurden.

Brandt (13) beobachtete bei einem Vogel mit verkümmertem linken Eierstock, dass der Kopfabschnitt des Parovariums nicht streng von der Nebenniere gesondert sei. Vielmehr findet er, dass die Stränge der Nebenniere allmählich ihre bräunliche Farbe einbüssend in zarte Stränge übergehen, aus denen — wenn man von Bindegewebszügen (und glatter Muskulatur?) namentlich im Umkreis der Röhren absieht — das Grundgewebe des Parovariums aufgebaut erscheint. Die Stränge des Parovariums sollen sich ihrerseits unmittelbar unter Hohlwerden in die Röhren fortsetzen. Hierdurch glaubt Brandt die Ansicht zu stützen, dass die Nebenniere als ein in der Entwicklung zurückbleibender Theil der Mesonephros aufzufassen sei.

Die letzte Arbeit über die Entwicklung der Nebennieren bei Vögeln ist die bekannte Untersuchung Hans Rabl's (72). Er findet die erste Anlage der Nebennieren beim Hühnchen schon am Anfang des vierten Tages deutlich ausgesprochen. Sie wird dargestellt durch eine Zusammenlagerung von Zellen, die durch die Grösse des Zellleibes, ihre abgerundeten Umrisse und eine grössere Fähigkeit Farbstoffe aufzunehmen deutlich vom umliegenden Gewebe unterscheidbar sind. Es seien dieses offenbar dieselben Stränge, die früher zum Theil als Mark-, Segmental- oder Sexualstränge beschrieben wurden. Die Herkunft der Nebennieren sowohl von der Urniere als vom Leibeshöhlenepithel glaubt Rabl ausschliessen zu müssen. Dagegen kommt er zu dem Schluss, dass es der Schwanztheil der Vorniere ist, welcher das Nebennierengewebe liefert. Er findet nämlich im obern Theil der Urnierengegend Kanälchen unter dem Leibeshöhlenepithel, die dem Gekröse zu gelegen sind und sich bei genauer Untersuchung als nach allen Seiten hin freiliegend erweisen. Weder mit den Kanälchen der Urniere noch mit dem Wolff'schen Gang konnte ein Zusammenhang gefunden werden. Dieser Befund entspricht der 60. bis 70. Brütstunde. Bei den jüngsten Hühnchen stehen diese Kanälchen in offener Verbindung mit der Bauchhöhle, sie müssen also als eine Ausstülpung der Leibeshöhle aufgefasst werden. Eine zeitlang behalten die Kanälchen ihre Verbindung mit der Leibeshöhle bei, und bevor sie nach Abschnürung von der Leibeshöhle eine weitere Umwandlung eingehen, verharren sie noch eine zeitlang als Bläschen. Die Zahl der Kanälchen solle entsprechend ihrem raschen Auftreten und Verschwinden schwanken, die grösste beobachtete Zahl betrug acht. Die Kanäle liegen an derselben Stelle, an welcher man in der 60. Brütstunde die Vornierenkanälchen findet, offene Trichter, die von der Bauchhöhle in den Wolff'schen Gang führen, in deren innere Wand ein Glomerulus eingestülpt ist.

Rabl hält diese Kanälchen in der Urnierengegend, die sich in ihrer Entstehung und Lage mit den sich früher entwickelnden Kanälchen der Vorniere decken, „für einen rudimentären distalen Abschnitt des Pronephros“. Er stützt sich auf die Arbeiten von Rückert (81) und

van Wijhe (115) über die Selachier, von Hoffmann (42) über die Reptilien und Mollier (63) für die Amphibien. Die Befunde Rabl's würden sich den Ergebnissen Semon's (92) bei Coecilien anschliessen. Semon legt zwar mehr Gewicht auf die Malpighi'schen Körperchen der Vorniere. Da es nun bei den Vögeln im Schwanztheil der Vorniere gar nicht zur Bildung eines Malpighi'schen Körperchens kommt, glaubt Rabl, seine Kanälchen ohne Bedenken mit der Kapsel des Vornierenglomerulus gleichstellen zu können, es seien auch beides Abkömmlinge des Leibeshöhlenepithels.

Ueber die Entwicklung der Marksubstanz sagt Rabl nach seinen Untersuchungen folgendes: „Es bleibt also nichts Anderes übrig, als die Marksubstanz für abgetrennte Ganglienzellen zu nehmen, welche insoferne einen, dem embryonalen nahestehenden Zustand zeigen, als ihr Kern nicht den Kharakter des Zellkernes einer ausgebildeten Ganglienzelle besitzt, und das Protoplasma keine Nervenfortsätze entwickelt hat.“

Auch über die Entwicklung der Nebenniere bei **Säugern** liegen zahlreiche Arbeiten vor. Zu den älteren Forschern zählt Meckel (56), der die Nebennierenanlage bei einer weiblichen Frucht von ihrer Mitte bis zu ihrem unteren Ende herab verschmolzen fand. Arnold (2) fasste die Nebennieren als Abkömmlinge seiner Primordialnieren oder Wolff'schen Körper auf, fand aber keine Anerkennung. Valentin (104) führte die Nebennierenanlage auf eine einfache Zellmasse oberhalb der Wirbelsäule und vor den Nieren zurück (Schaf und Hund). Diese Masse wulstet sich auf, sondert sich in zwei Hälften, und so entständen die beiden getrennten Nebennieren. Ihre Sonderung sollte in eine spätere Zeit als die Entwicklung der Nieren fallen. Dagegen fand J. Müller (65) die Nebennieren bei der Frucht schon getrennt, obgleich sie mit ihrem unteren Ende zusammenzustossen schienen. Bischoff (9) beobachtete die Nebennierenanlage stets getrennt (Mensch und Säugethier). Befunde, denen sich Ecker (25) anschloss (Mensch, Schaf. Rind). von Brunn (15) untersuchte einige Hunde- und Kaninchenfrüchte und wurde zu dem Ergebniss geführt, dass die früheste von ihm gesehene Zellmasse, die er als Nebennierenanlage deutet, zwischen Wolff'schem Körper und Aorta, und zwar etwas vor dieser gelegen ist. Eine Verbindung mit irgend einem von Epithel ausgekleideten Gebilde der Umgebung, ebenso wie mit Gefässen war auszuschliessen. Daher nimmt er für Säugethiere an, dass die Nebenniere aus dem mittleren Keimblatt stammt. Die Mehrzahl der Gefässe, die in die Nebenniere zögen, seien Venen.

Koelliker (49) ist ebenfalls der Ansicht, dass die Nebenniere selbständig, ohne Beziehungen zu irgend anderen Theilen, in dem zwischen Aorta, Cardinalvene und Wolff'schem Körper hinter dem Gekröse gelegenen Blastem entstehe. Beim Kaninchen von zwölf Tagen findet er die Anlage zuerst aufgetreten. Sie besteht aus einer Ansammlung rundlicher Zellen mit dazwischen liegenden Spindelzellen.

Die Marksubstanz entstehe aus Elementen des Sympathicus, welche in die Rindensubstanz hineinwachsen und von ihr umschlossen werden. Beide Nebennierenanlagen seien später dem Schwanze zu in ein Gebilde verschmolzen, wie es schon Valentin (104) und Meckel (56) angegeben hatten. In der Mitte der Vereinigungsstelle soll ein Ganglion gelegen sein.

Mitsukuri (61) kommt bei dem Kaninchen zu dem Ergebniss, dass die Rindensubstanz aus dem Mesoblast stammt, über die Entstehung des Markes sagt er folgendes: „The medullary substance is derived from the peripheral part of the sympathetik system, and is at first placed outside of the cortical substance becoming transported into the middle of the suprarenal body in the course of development. Pag. 26: The methode of entrance of the medullary substance into the suprarenal bodies may be stated briefly as follows: — the peripheral sympathetic plexus, wich is formed ventrally to the Aorta in the abdominal region, sends in processes into the body of suprarenals at various points — the one at the posterior end of the organ being by far the largest — and the cells thus carried in become gradually transformed into the cells of the medullary substance."

Gottschau (30) untersuchte Nager, Dickhäuter und Wiederkäuer. Beim Kaninchen findet er die Anlagen der Nebennieren am sichersten am 14. Tage. Sie liegen neben der Aorta durch zartes Bindegewebe von ihr getrennt. Wie Mitsukuri (61) beobachtete er, dass die Nebennierenzellen durch zahlreiche Blutgefässe in unbestimmte Stränge geschieden sind, und dass Nebennierengewebe und Sympathicusgewebe stets getrennt zu verfolgen sei. Die rechte Nebenniere liege stets höher als die linke, auch stehe die rechte in innigem Zusammenhang mit der Vena cava. Beim Embryo von zwölf Tagen und zwanzig Stunden sei die Nebenniere nur ein Haufen von Kernen, welcher an der hinteren Wand der Vena cava ja womöglich in derselben entstehe. Bei der Frucht von zwölf Tagen und fünf Stunden ist keine Anlage der Nebennieren mehr zu sehen. An der dreizehn Tage alten Frucht besteht die Nebennierenanlage, wie gesagt, aus einem Kernhaufen an der hintern medialen Wand der Vena cava. Dieser nimmt die Wand der Vene bis auf eine geringe Endothelschicht ein, an einer ganz kleinen Stelle soll auch das Endothel fehlen, es ragen hier einige sehr blasse Kerne in das Gefäss hinein. Gegen die Geschlechtsdrüse und das übrige Bindegewebe hebt sich die Nebennierenanlage nicht scharf, aber deutlich ab. Die linke Nebennierenanlage verhält sich nach Gottschau (30) ähnlich, sie liegt ebenfalls an einem kleinen Gefäss, Vena spermatica oder renalis. Vom Sympathicus sollen einige Streifen zur Nebennierenanlage gehen, ohne sie ganz zu erreichen. Am 14. Tage konnte Gottschau (30) von einer unbestimmten Streifung (Mitsukuri) nichts bemerken. Nur an einem sehr dünnen Schnitt findet er eine reihenartige Anordnung im untersten Theil der Nebennierenanlage. Bei der achtzehntägigen Frucht vermisst er jede strangförmige Anordnung. Im mittleren Abschnitt der Nebenniere

dieser Altersstufe sieht er einen dunkleren Zellhaufen, der aber seiner Zellart nach dem Sympathicus nicht gleiche. Die Zellen seien theilweise ohne Protoplasma. Bei eben angelegten Schnitten findet er, dass im untersten Theil eine Sonderung in Nebenniere und Sympathicus aufhöre. Bei der Stirn nach angelegten dagegen sieht man, dass die Sympathicusanlage um beide Nebennieren herumgreift, nur eine äusserst feine Bindegewebsschicht trennt sie. So erklärt er die Täuschung Koelliker's (49) und Mitukuri's (61). Sicher dagegen beobachtete er das Eintreten von Nervenzellen durch die Bindegewebsschicht in die Nebenniere. Während die Anlage der Nebennieren schon vollendet und nach allen Seiten abgegrenzt ist, kann angeblich von einer Mark- und Rindensubstanz nicht die Rede sein.

Bei Schaffrüchten tritt nach Gottschau (30) die erste Anlage der Nebenniere bei 9 mm Länge auf. Ebenso bei Früchten des Schweines. Seine Untersuchungen an diesen Thieren konnten die Befunde am Kaninchen zum Theil bestätigen, jedenfalls fand er nichts Widersprechendes. Gottschau (30) kommt also zu folgendem Schluss:

1. Die Nebenniere steht schon bei ihrer ersten Entstehung in nächster Beziehung zu den venösen Gefässen, Vena cava rechts, Vena renalis oder spermatica links.

2. Von einer Nebennierenanlage, die auf den Sympathicus zurückzu führen sei, könne im Sinne der bisherigen Forscher nicht gesprochen werden.

3. Die erste Anlage entsteht, noch ehe sich der Sympathicus in der Nähe zeigt.

4. Die weitere Entwicklung geschieht in der Weise, dass sich in dem allseitig gegen die umliegenden Gebilde abgeschlossenen Körper Zellgruppen bilden, zwischen denen Gefässe verlaufen.

5. Während der Sonderung der Zellen in Haufen treten namentlich am unteren Ende des Gebildes Ausläufer der mittleren Sympathicusanlage in dasselbe hinein.

6. Die Markschicht entwickelt sich selbständig aus der Rindenschicht, da bei vollendeter Anlage und selbst bei weit vorgeschrittener Ausbildung keine gesonderte Markschicht gefunden wird. Diese trete erst in späteren Zeiten des Entwicklungslebens oder selbst erst nach der Geburt auf.

Gottschau (30) nimmt an, dass sich zeitlebens die Markschicht aus der Rindenschicht bilde. Von Canalis (17) soll diese Annahme widerlegt worden sein, da er Kerntheilungsbilder in der Markschicht fand. Es muss dem gegenüber betont werden, dass der Befund von Canalis doch weit entfernt ist, die Anschauung, dass sich Markschicht aus Rindenschicht bilde, zu widerlegen.

Janosik (46) untersuchte 1883 Früchte des Schweins, des Kaninchens und der Katze. Er fand, dass nicht jede Hervorragung im Bereich des Keimepithels für die Anlage der Geschlechtsdrüse in Betracht komme, sondern dass die Hervorragung, welche dicht der Spitze jenes

Winkels anliegt, den der Wolff'sche Körper mit dem Gekröse bildet, als die erste Anlage der Nebenniere zu betrachten sei.

Bei einer Schweinsfrucht, bei der der Müller'sche Gang noch nicht angedeutet war, konnte die Anlage der Nebenniere in der oben beschriebenen Weise wahrgenommen werden. Er giebt an, dass die Anlage der Geschlechtsdrüse, ebenfalls ein Abkömmling des Keimepithels, an Zellreichthum schwächer sei als die Zellmasse, welche die Nebennierenanlage darstellen soll. Beide Zellmassen ständen aber im Zusammenhang. Auf beiden Seiten sei die Anlage der Nebenniere von gleicher Beschaffenheit und bilde in dieser Altersstufe noch keinen unpaaren vor der Aorta gelegenen Theil. Vom Sympathicus konnte er nichts entdecken.

In einem Alter, in dem der Müller'sche Gang angedeutet war, aber keinen abgeschlossenen Kanal darstellt, ist die Anlage weiter kopfwärts gerückt und zwar weiter als das obere Ende des Müllerschen Ganges. Am Kopfende soll die Nebenniere mit dem Leibeshöhlenepithel zusammenhängen, ebenso wie mit jener Masse, welche die Anlage der Geschlechtsdrüsen bildet.

In einer älteren Entwicklungsstufe sei dann auch die Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel gelöst. Der Sympathicus wird deutlicher und auch Ganglienzellen sind in ihm zu unterscheiden. In einer noch späteren Stufe treten deutlich Nerven vom Sympathicus in das Nebennierengewebe, ohne eine Scheidung zwischen Mark- und Rindentheil hervorzurufen. Schwanzwärts treten beide Nebennierenanlagen an einander.

Beim Kaninchen findet Janosik (46) dieselben Verhältnisse. Das erste Auftreten beobachtet er im Alter von elf Tagen.

Janosik (46) verwendet den Ausspruch Mitsukuri's (61), dass die Nebennierenanlage hinten sehr, scharf bauchwärts aber weniger deutlich abgegrenzt sei zu Gunsten seiner Auffassung.

Die Untersuchungen bei Katzen führten Janosik zu dem gleichen Ergebniss.

Wichtig ist, dass auch Janosik für Rinde und Mark keine verschiedene Blasteme annimmt, sondern für beide einen einzigen Ursprung, nämlich das Leibeshöhlenepithel, nachgewiesen zu haben glaubt.

Mihalcovics (58) gibt für Säugethiere an, dass die Nebennierenanlage weit später auftrete als die der Geschlechtsdrüse. So findet er die Geschlechtsleiste schon bei 10 mm langen Schaffrüchten, während die Nebennierenanlage erst bei 18—20 mm Länge erschiene. Auch Mihalcovics leitet die Nebenniere vom Leibeshöhlenepithel im Winkel am Gekröse ab. Die Sonderung vom Leibeshöhlenepithel soll rasch durch dazwischentretendes Bindegewebe entstehen. 1890 kommt Janosik (46) noch einmal auf die Nebenniere zurück und giebt an, dass seine Ansicht über die Entstehung noch dieselbe geblieben. Gegenüber Mihalkovics findet er die Nebennierenanlage aber schon bei

einer fünf mm langen Schafsfrucht an derselben Stelle des Leibeshöhlenepithels, die er früher bezeichnet, dicht am Gekröse.

Ueber die Maus veröffentlichte Masamaro Inaba (47) eingehende Untersuchungen. Er findet die gleichen Verhältnisse, welche uns vor Valenti (103) beim Hühnchen bekannt sind. Er fasst seine Ergebnisse folgendermaassen zusammen: „The cortical blastema appears in the later stages of the 11th day of gestation, as a proliferation of the peritoneum at the angle of the mesentery and lateraly continous with the beginning of the generativ organ. The separation from this connection is complete on the 13th day.“

Die Marksubstanz leitet Inaba vom Sympathicus ab. Er sagt: „The medulla is derived from the sympathetic elements, with enter the organ in the 14th day embryo.“

Sedgwick (89) glaubt an eine Abstammung der Nebenniere aus dem Mesenchym und zwar sowohl des Rindentheiles als auch des Marktheiles; den Nachweis hierfür hat er nicht erbracht.

B. Eigene Befunde.

I. Selachier.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Nebennieren bei Selachiern erstrecken sich auf Pristiurus und Torpedo. Herr Prof. Rückert in München hatte die Liebenswürdigkeit, mir sein reiches Untersuchungsmaterial zur Verfügung zu stellen. Auch an dieser Stelle möchte ich ihm hierfür meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Ich beabsichtige später die Befunde bei Selachiern eingehender zu bearbeiten, daher theile ich an dieser Stelle nur in aller Kürze meine Beobachtungen mit, auch Zeichnungen und die Wiedergabe von Modellen soll später folgen.

Ich stellte fest, dass die Interrenalkörper sich in weit früherer Zeit entwickeln als die paarigen Suprarenalkörper.

Der Interrenalkörper legt sich bei Selachiern paarig an, um sofort zu einem unpaaren Gebilde zu verschmelzen. Die erste Anlage des Gebildes tritt zu einer Zeit auf, in der die Urnierentrichter sich noch nicht an den Wolff'schen Gang angelegt haben. Sie entsteht als eine Wucherung von Zellen, die an der inneren Wand der Urnierentrichter ihren Anfang nimmt. Am deutlichsten beobachtete ich diese Entstehungsweise bei Torpedo. Hier liess sich eine Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel mit

Sicherheit ausschliessen. Bei Pristiurus schien das untere Ende der ersten Anlage des Interrenalorgans mit dem Leibesepithel in Beziehung zu stehen, ich glaube aber, dass der Zellkranz, der zwischen der paarigen Anlage des Interrenalkörpers und dem Leibeshöhlenepithel am Schwanzende der Anlage einmal zur Beobachtung kam, in keinem ursachlichen Zusammenhang mit der Bildung der Anlage selbst steht, da diese Verbindung nur am Schwanzende des Interrenalkörpers zu sehen war, während die Anlage des Interrenalkörpers in allen übrigen Abschnitten nur eine Verbindung mit den Urnierentrichtern aufwies.

Der paarige Suprarenalkörper legt sich ebenfalls abschnittweise an. Sowohl bei Torpedo wie bei Pristiurus konnte ich feststellen, dass die erste Anlage sich aus den Querkanälchen der Urniere entwickelt. Dieses geschieht in einer Zeit, in der der Interrenalkörper schon hoch entwickelt ist. Die Anlage des Suprarenalkörpers entsteht aus Querkanälchen der Urniere und zwar aus Querkanälchen, die untergehen, und bei denen die Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel verloren gegangen ist. Die Trichter der Urniere gehen in dem Abschnitt, in welchem sich aus den Querkanälchen die Suprarenalkörper bilden, zu Grunde. Eine eingehendere Mittheilung soll später folgen. Es wird durch meine Untersuchungen die Annahme Weldon's, dass die Anlage der Nebennieren bei Selachiern von der Urniere abzuleiten sei, im weitesten Sinne bestätigt.

II. Säuger.

Die Wahl der Säugethierklasse für Forschungen über die Entwicklung der Nebennieren ist nicht gleichgiltig. Bekanntlich erhält sich die Urniere in den einzelnen Wirbelthierklassen verschieden lange Zeit, oder bleibt als dauerndes Harnorgan während des ganzen Lebens erhalten. Dieses sehen wir bei den Fischen und Amphibien. Bei Vögeln und Säugethieren dagegen dient die Urniere nur kurze Zeit der Frucht, um tiefgreifende Umwandlungen einzugehen. Doch auch hierin finden sich in der Säugethierreihe Unterschiede, die zwischen den Rodentien und Insectivoren am deutlichsten zu Tage tritt. Während bei Ungulaten und Rodentien die Urniere vollständig verhältnissmässig lange bestehen bleibt, finde ich bei Insectivoren schon in sehr früher Zeit eine Rückbildung des oberen Drittels der Urniere,

während nur der grössere untere Abschnitt länger bestehen bleibt, um in Beziehungen zur Geschlechtsdrüse zu treten, Verhältnisse, auf welche ich bei Besprechung der Nebennierenentwicklung bei Talpa näher eingehen werde.

Da mir Kaninchenfrüchte in älterer Entwicklungsstufe nicht so zahlreich zur Verfügung standen als Maulwurffrüchte, so beschränke ich mich darauf, beim Kaninchen jüngere Stufen, aus der Zeit der ersten Anlage der Nebenniere vorzuführen, während ich die Entwicklung der Nebennierenanlage bis zum vollendeten Gebilde neben der Besprechung der ersten Anlage beim Maulwurf besprechen werde. Es stand mir nämlich eine lückenlose Reihe von Früchten dieses Thieres durch die Güte von Herrn Professor Fleischmann in Erlangen zur Verfügung. Ich möchte nicht versäumen, ihm an dieser Stelle für die grosse Bereitwilligkeit, mit der er mir diese überliess, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Herr Professor Oscar Schultze in Würzburg hatte die Liebenswürdigkeit, meine Kaninchenreihe durch Ueberlassung einschlägiger Altersstufen zu ergänzen. Ihm gebührt hierfür mein wärmster Dank. Auch Herr Privatdocent Dr. Spuler hatte die Güte mich mit Kaninchenfrüchten zu unterstützen, auch ihm meinen Dank an dieser Stelle.

A. Die Entwicklung der Nebenniere beim Kaninchen.

Durchmustert man die Schnittreihe einer 8 mm langen Kaninchenfrucht, so findet man folgende Verhältnisse: Am obersten Theile des Wolff'schen Körpers ist der Müller'sche Gang in Gestalt eines Trichters, der durch Einstülpung des Leibeshöhlenepithels entstanden ist, gekennzeichnet. An dieser Stelle findet man das Leibeshöhlenepithel mehrschichtig. Die Nierenanlage befindet sich noch am Schwanzende der Urniere und besteht aus einer Knospe, die mehrfache Theilungen eingegangen ist. Die Anlage der Nebenniere finden wir in Gestalt eines schmalen spindelförmigen Körpers in der Höhe des oberen Drittels des Wolff'schen Körpers. Sie liegt zwischen Aorta, Leibeshöhlenepithel und Wolff'schem Körper, nahe dem Leibeshöhlenepithel, oberhalb der Keimleiste. Eine Verbindung mit irgend einem Nachbargebilde lässt sich nicht nachweisen. Die Anlage ist von dem umgebenden Mesenchymgewebe dadurch leicht und bestimmt zu unterscheiden, dass sie aus Zellen mit grossen

Kernen und schmalem Zellleib besteht. Die Zellen liegen dicht aneinander gelagert. Das Kopfende der Anlage liegt etwas tiefer als das obere Ende des Wolff'schen Körpers.

Es ist dieses eine Altersstufe, wie sie von allen Untersuchern beim Kaninchen gefunden wurde. In denjenigen Fällen, in denen jüngere Entwicklungsstufen, die die Nebennierenanlage zeigten, fehlten, führte dieser Befund zur Ansicht, die Nebenniere entstehe frei im Mesenchym. Es ist selbstverständlich, dass bei etwas älteren Früchten die Anlage in unmittelbare Nähe der Vena cava zu liegen kommt. Diese Stufen der Entwicklung führten zu der Anschauung, dass die Entwicklung der Nebennieren in Beziehung zu Venenstämmen stehe.

Die Lagerung der Nebennierenanlage bei einer 8 mm langen Kaninchenfrucht soll durch Abbildung 1 Taf. I klargelegt werden. Es handelt sich um einen Querschnitt innerhalb des obern Drittels des Wolff'schen Körpers. Zwischen Aorta und der Cardinalvene beobachtet man ein sympathisches Ganglion, zwischen Aorta, Leibeshöhlenepithel und Wolff'schem Körper die Anlage der Nebenniere. Dieselbe erscheint auf einem Querschnitt als ein unregelmässiger Haufen von grossen dicht aneinander gelagerten Zellen. Das sympathische Ganglion ist, ebenso wie die Nebennierenanlage, nach allen Richtungen hin deutlich abgegrenzt, doch besitzt die Nebennierenanlage noch keine bindegewebige Kapsel.

Untersucht man die jüngeren Entwicklungsstufen, so findet man im oberen Drittel des Wolff'schen Körpers in der Nähe des Gekröses, jedoch nicht unmittelbar an seiner Abgangsstelle Zellstränge, die vom Leibeshöhlenepithel in die Tiefe gehen. Je nach der Entwicklungsstufe sieht man die Stränge sich vom Leibeshöhlenepithel ablösen, die einzelnen über einander gelegenen Zellhaufen verbinden sich unter einander und bilden so den spindelförmigen Körper in der Höhe des obern Drittels der Urniere, der mit Sicherheit als Nebennierenanlage anzusehen ist, da seine weitere Entwicklung bis zu der ausgebildeten Nebenniere bereits klar gestellt ist. Derartige Befunde wurden schon früher gemacht und führten zu der Anschauung, dass die Nebenniere sich als eine Wucherung des Leibeshöhlenepithels in der Nähe des Gekröses im oberen Drittel der Urniere bilde.

Am besten beobachtet man diesen Befund bei Früchten von $6^1/_2$—7 mm Länge.

Meine Untersuchungen ergaben, dass diese mit dem Leibeshöhlenepithel zusammenhängenden Stränge nicht unmittelbar aus dem Leibeshöhlenepithel hervorgewuchert sind, und auch zum Keimepithel in keiner Beziehung stehen. In der Höhe des oberen Drittels des Wolff'schen Körpers kann vom Vorhandensein eines Keimepithels in diesen Entwicklungsstufen nicht gesprochen werden. Das Keimepithel liegt vielmehr weiter schwanzwärts als die fraglichen Zellstränge, auch legt sich das Keimepithel von Anfang an breit an, während es bei den Zellsträngen, die sich zur Nebennierenanlage umbilden, um ganz schmale Zellzüge handelt, die weit in das Mesenchym hineinragen. Es ist auch ein weiterer Befund hervorzuheben, der mit Sicherheit beweist, dass die fraglichen Zellstränge mit dem Keimepithel in gar keiner Beziehung stehen. Das Keimepithel entsteht nämlich in der Weise, dass die Zellen des Leibeshöhlenepithels grösser werden und sich mehrzeilig ordnen. Das Keimepithel ragt dann in die Leibeshöhle als breite Platte vor, die zahlreiche Kerntheilungsbilder in ihren Zellen aufweist. Im obern Drittel des Wolffschen Körpers dagegen fehlt dieses Bild vollständig. Man beobachtet stets nur ein einzeiliges Epithel, das durchaus an gar keiner Stelle eine Zellvermehrung aufweist, wodurch ein mehrzeiliges Epithel gebildet würde. Dieser Befund wäre aber nothwendig, um die Behauptung aufrecht zu erhalten, dass die fraglichen Zellstränge in Beziehung zum Keimepithel ständen oder als Wucherung aus dem Leibeshöhlenepithel entstanden wären. Weder das eine noch das andere ist der Fall, und nur der ausserordentlich kurzen Zeit, in der die erste Anlage der Nebennieren entsteht, ist es zuzuschreiben, dass den früheren Untersuchern Beobachtungen entgangen sind, die die Entwicklung der Nebennieren in ihrer frühesten Anlage in ein völlig anderes Licht zu bringen geeignet sind.

Durchmustert man Früchte in einer Länge von 6,5 mm, so sind die Zellstränge im obern Drittel des Wolff'schen Körpers deutlich zu sehen; anstatt aber wie zu erwarten wäre, an der Berührungsstelle mit dem Leibeshöhlenepithel Zeichen einer Zellvermehrung zu beobachten, ist hiervon garnichts zu bemerken, im Gegentheil nimmt man eine kleine Einziehung des Leibeshöhlenepithels an der Berührungstelle mit den Strängen wahr. Die Zellwucherung, die zur Bildung der Nebennierenan-

lage führt, beginnt am freien Ende dieser Stränge. Hierauf deuten die zahlreichen Kerntheilungsbilder, die sich am Ende des Zellstranges auffinden lassen. So kommt es, dass in der weiteren Entwicklung aus dem gleichmässig schmalen Zellstrange ein kolbenförmigss Gebilde entsteht, das zunächst als Wucherung des Leibeshöhlenepithels aufgefasst wurde. Mit dem schmalen Ende berührt die kolbenförmige Zellmasse das Leibeshöhlenepithel, um sich später vollständig von ihm abzuschnüren. In früheren Entwicklungsstufen gelang es mir, wie gesagt, an der Berührungsstelle mit dem Leibeshöhlenepithel eine kleine trichterförmige Einkerbung zu sehen. In noch jüngeren Entwicklungsstufen — es muss sich hier um Stunden handeln — konnte ich an Stelle der soliden Zellstränge röhrenförmige Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels auffinden, welche ihrer Lage nach den soliden Zellsträngen durchaus entsprechen, ja es gelingt auch bei ein und derselben Entwicklungsstufe, das heisst bei einer Frucht, im obern Drittel der Urniere hinter einander gelegen solide Zellstränge zu beobachten, zwischen denen noch eine röhrenförmige Ausstülpung des Leibeshöhlenepithels erhalten war. Aus einer solchen Entwicklungsstufe stammen die Abbildungen 2—5.

Fig. 2 Taf. I zeigt einen Querschnitt durch eine 6,5 mm lange Kaninchenfrucht im obern Drittel des Wolff'schen Körpers. Man sieht eine röhrenförmige Einstülpung des Leibeshöhlenepithels die eine Strecke weit seitlich von dem Winkel, den die Abgangsstelle des Gekröses mit dem parietalen Blatt des Leibeshöhlenepithels bildet, in das Mesenchym sich erstrecken. Das Ende des Röhrchens geht in einen Zellhaufen über, dessen Zellen in lebhafter Theilung begriffen sind (*NN*).

Das Leibeshöhlenepithel zeigt an der Abgangsstelle der röhrenförmigen Ausstülpung eine Einkerbung (*Tr*), einen Trichter. Das Leibeshöhlenepithel selbst zeigt keine Zellvermehrung.

Abbildung 3 Taf. I stellt einen Querschnitt durch dieselbe Frucht dar, vier Schnitte weiter schwanzwärts als Abbildung 2. Wir beobachten hier einen nach allen Seiten hin im Mesenchym frei liegenden Zellhaufen (*NN*).

Hier ist der Zusammenhang zwischen dem Zellhaufen und der Ausstülpung des Leibeshöhlenepithels schon verloren gegangen, zugleich hat sich die Ausstülpung in einen Zellstrang ohne Hohlraum umgewandelt. Deutlich aber ist am Ende des

Zellstranges die trichterförmige Einziehung des Leibeshöhlenepithels wahrzunehmen.

Abbild. 4 Taf. I stammt aus derselben Schnittreihe wie Abb. 2 und 3, vier Schnitte weiter schwanzwärts. Ausser dem Zellhaufen am Ende der röhrenförmigen Ausstülpung des Leibeshöhlenepithels liegt hinter ihm ein zweites, der zugleich in die Schnittfläche fiel und dem nächst höheren Trichter angehört.

Aus diesen Befunden geht hervor, dass sich bei Kaninchenfrüchten zwischen Wolff'schem Körper und der Ansatzstelle des Gekröses Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels finden, aus deren blindem Ende durch Zellvermehrung Zellhaufen entstehen. Die röhrenförmigen Ausstülpungen verlieren ihren Hohlraum und schnüren sich vom Leibeshöhlenepithel ab. Die nunmehr im oberen Drittel der Urniere entstandenen frei im Mesenchym liegenden Zellhaufen vereinigen sich zu der spindelig geformten Anlage der Nebenniere.

Bald darauf wird die Anlage der Nebenniere von einer bindegewebigen Kapsel umgeben, und von da ab sehen wir ein sympathisches Ganglion der Anlage dicht anliegen, Verhältnisse, auf die ich beim Maulwurf näher eingehen werde. Ein Unterschied in der weiteren Entwicklung und in der Beziehung der Nebennierenanlage zum Sympathicus besteht zwischen dem Kaninchen und dem Maulwurf nicht.

Es wäre nun noch die Frage zu erörtern, wie meine Befunde zu deuten sind. Es handelt sich um eine Reihe übereinander gelegener Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels, von denen die Nebennierenanlage geliefert wird. Untersucht man jüngere Früchte, so fällt sofort auf, dass die Urnierentrichter beim Kaninchen ausserordentlich lange erhalten bleiben, und dass die von mir entdeckten Kanäle ihrer Lage nach durchaus mit den Urnierentrichtern übereinstimmen. Ich stehe nicht an, die Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels als Ueberbleibsel oder als sich rückbildende Urnierentrichter anzusehen, aus denen die erste Anlage der Nebennieren entsteht.

In Frage käme ausser dieser Deutung nur noch die Möglichkeit, diese Kanäle als Vornierentrichter aufzufassen. Diese Auffassung wird aber dadurch hinfällig, dass wir bei Rodentien in einer Zeit, in der die Urnierentrichter noch mit den Quer-

kanälchen in Verbindung stehen, nichts mehr von einer Vorniere nachweisen können.

B. Die Entwicklung der Nebenniere beim Maulwurf.

Bedeutend grössere Schwierigkeiten stellen sich den Untersuchungen über die Entwicklung der Nebenniere bei Insectivoren entgegen. Nur eine lückenlose Reihe der verschiedenen Entwicklungsalter ermöglichte es Klarkeit in die Verhältnisse zu bringen.

Ich konnte feststellen, dass bei einer Frucht von 1,5 mm Kopf-Steisslänge von Ueberbleibseln der Vorniere nichts mehr nachweisbar ist. Bei den Früchten von 2,5—5,0 mm Länge bildet sich das obere Drittel der Urniere zurück. Eine bestimmte Grenze des in diesem Alter schrumpfenden Theiles der Urniere war nicht zu finden. Die Rückbildung dieses oberen Urnierenabschnittes beginnt nicht etwa am Kopfende der Urniere, was die Beobachtung sehr erschweren würde, sondern etwa in der Mitte des obern Drittels der Urniere selbst. So kommt es, dass man in dieser Zeit zwei Abschnitte der Urniere unterscheiden kann, einen längeren auf der Entwicklungshöhe stehenden unteren Abschnitt und einen in Rückbildung begriffenen oberen Abschnitt. Zwischen beiden liegt ein Theil des Wolff'schen Körpers, in dem nur gleichartiges Mesenchym zu finden ist. Je älter die Entwicklungsstufen der oben begrenzten Zeit ist, desto mehr schwindet der abgetrennte Kopftheil der Urniere, sodass man schliesslich nur noch im obersten Theile der Urniere auf wenigen Schnitten ein Ueberbleibsel des Wolff'schen Ganges oft mit einem oder auch noch mehreren Querkanälchen vorfindet, oft nur ein Stückchen des Wolff'schen Ganges allein und von ihm getrennt ein schrumpfendes Malpighi'sches Körperchen. Den Anfang in der Rückbildung des oberen Drittels der Urniere machen die Glomeruli. Dass es sich hierbei in diesem Entwicklungsalter nicht mehr um Vorgänge an der Vorniere handeln kann, wurde schon erwähnt.

Dass diese Verhältnisse auf die Entwicklung der Nebenniere bei Insectivoren im Gegensatz zu den Rodentien von grossem Einfluss sein müssen, ist selbstverständlich. Wir dürfen uns daher nicht wundern, wenn wir bei Insectivoren anscheinend ganz andere Verhältnisse vorfinden als wir sie eben beim Kaninchen

kennen lernten. Andrerseits wären die Befunde beim Maulwurf ohne die Kenntniss der Entwicklungsvorgänge bei Nagern vollständig unverständlich.

Die Entwicklung der Nebenniere beim Maulwurf will ich von einer älteren Maulwurffrucht ausgehend beginnen und allmählich zu jüngeren und den jüngsten in Betracht kommenden Altersstufen übergehen, um ein möglichst klares Bild der Nebennierenentwicklung zu schaffen.

Den Anfang soll eine Maulwurffrucht von 12 mm Nacken-Steisslänge, ohne Rücksicht auf die Krümmung in gehärtetem Zustande gemessen, machen. Das Excretionssystem ist bei einer Frucht in dieser Entwicklungsstufe schon ziemlich weit vorgeschritten. Man findet die bleibende Niere als ein grosses Gebilde alle übrigen Theile des Excretionssystems kopfwärts weit überragen. Den Wolff'schen Körper sieht man erst in der Höhe des unteren Drittels der Niere mit seinem Kopfende beginnen, und zwar mit dem offenen Trichter des Müller'schen Ganges. Der obere Abschnitt der Urniere zeigt keine Glomeruli mehr, sondern nur blind endigende Querkanälchen. Sie ist also hier nicht mehr in Thätigkeit.

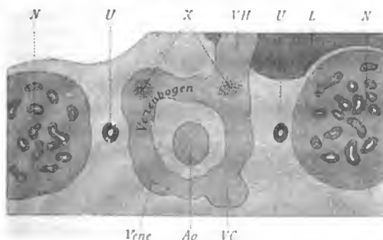
Die Nebenniere bildet einen annähernd rundlichen Körper, der nach allen Seiten hin von Bindegewebe scharf umgrenzt ist und nach oben und unten leicht zugespitzt endet. Sie ragt in die Leibeshöhle etwas vor und liegt zwischen Niere, Leber, der Ansatzstelle des Gekröses und dem Bindegebe vor der Wirbelsäule. In diesem liegt zwischen beiden Nebennieren die Aorta, hinter der rechten Nebenniere die Vena cava, die kopfwärts sich theilt. Dicht vor der Wirbelsäule findet man paarig die Kette der sympathischen Ganglien. Vor der Vena cava liegt hinter der Nebenniere dieser dicht anliegend ein weiteres sympathisches Ganglion. Das Ganglion überragt die oberste Kuppe der Nebenniere nicht, sondern beginnt erst an der Grenze zwischen mittlerem und oberem Drittel der Nebenniere. In dieser Höhe zweigt es sich vom sympathischen Grenzstrang ab, kommt weiter schwanzwärts an die innere Seite der Nebennierenanlage zu liegen, um im untern Drittel der Nebennierenanlage noch weiter nach vorn und vor die Aorta zu treten. Hier kommt das sympathische Ganglion der rechten und der linken Seite dicht an einander zu liegen. Man beobachtet, dass die rings um die

Nebennierenanlage verlaufende bindegewebige Kapsel an der Stelle, an der das sympathische Ganglion der Nebennierenanlage anliegt, sich sehr verdünnt. Oft besteht sie nur aus einer einzigen Reihe flacher Bindegewebszellen. Ein Uebertreten von Bestandtheilen des sympathischen Ganglions in die Nebennierenanlage scheint zu bestehen. Es konnten häufig in der ausserordentlich zarten Scheidewand der beiden Gebilde Lücken beobachtet werden, in welchen sich grosse dunkelgefärbte Zellen fanden, die in ihrer Richtung zur Scheidewand quergestellt waren. Das Aussehen dieser Zellen gleicht den Zellen des Sympathicus dieser Altersstufe.

Während die Verhältnisse am Kopfende der Nebennierenanlage rechts und links übereinstimmen, finden wir für das Schwanzende auf beiden Seiten verschiedene Lagerungsverhältnisse entsprechend der Ungleichheit in der Fortentwicklung der Venen. Rechts endigt die Nebenniere auf dem Rücken der Vena hepatica, links sehen wir die Nebenniere ebenfalls einem venösen Gefässe aufsitzen.

Die Vena hepatica giebt nämlich kurz vor ihrem Eintritt in die Vena cava ein Gefäss ab, das vor der Aorta auf die linke Seite tritt, sodann im Bogen um die Aorta herumgeht, sie umkreisend in die Vena cava dicht vor der Wirbelsäule und hinter der Aorta von links kommend einmündet. Dem Rücken dieses Venenbogens liegt das Schwanzende der linken Nebenniere auf.

Halbschematische Darstellung nach der Schnittreihe einer 12 mm langen Maulwurfsfrucht.



Diese Verhältnisse sollen durch das beigegebene Schema veranschaulicht werden. X stellt die Endigungsstelle der Nebennieren

auf beiden Seiten auf die Zeichenebene geworfen dar. *N* Niere. *U* Urether. *L* Leber. *V.H* Vena hepatica. *Ao* Aorta. *X* Projection der Venenwandung an der Stelle, an welcher der untere Nebennierenpol rechts der Vena hepatica links dem Venenbogen aufliegt.

Das Schwanzende der Nebennierenanlage liegt also in unserer Entwicklungsstufe in der Höhe der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel der Niere. Da nun der Venenbogen, welcher die Nebennierenanlage nach unten begrenzt, seinen Ursprung an der unteren Wand der Vena hepatica nimmt, so liegt der Bogen selbst weiter schwanzwärts als die Vena hepatica. Demnach kommt die linke Nebennierenanlage um ein weniges weiter schwanzwärts zu liegen als die rechte. Was ich im Gegensatz zu Ecker (26), Braun (14), Gottschau (30), Pfaundler (71) und Stilling (97) hervorheben möchte. Doch mag sich später das Verhältniss ändern.

Von einem Zusammentreten beider Nebennierenanlagen in ihren untersten Abschnitten vor der Aorta kann keine Rede sein, vielmehr sind es die sympathischen Ganglien, die, den Nebennierenanlagen besonders in ihrem mittleren Abschnitt dicht anliegend, vor der Aorta zusammentreten.

Das Kopfende der Nebennierenanlage wird von der Niere selbst noch weit überragt. Die Nebennierenanlage beginnt kopfwärts erst in der Höhe der Grenze zwischen oberem und mittlerem Nierendrittel.

Das Lageverhältniss der Nebennierenanlage zum Urether ist in dieser Entwicklungsstufe derart, dass die Abgangsstelle des Urethers aus der bleibenden Niere etwa der Mitte der Nebennierenanlage entspricht.

Bildlich dargestellt sind die Verhältnisse durch die Abbildungen 5—9. Sie stammen alle aus der Schnittreihe einer 12 mm langen Maulwurfsfrucht.

Abbildung 5 zeigt einen Querschnitt an der Grenze zwischen mittlerem und oberem Drittel der Niere. Es ist gerade die oberste Kuppe der Nebennierenanlage (*NN*) getroffen. Dieselbe wölbt sich nach vorn von der Leber bedeckt aus dem Bindegewebe um ein Geringes vor und ist von einer deutlichen Kapsel, die aus ringförmig verlaufenden Bindegewebsfasern gebildet wird, rings umgeben. Aus dieser Kapsel ziehen einzelne Bindegewebszellen undeutlich, strahlenförmig gestellt in die Nebennierenanlage hinein, dieses wird auf den folgenden Schnitten, die die Nebennierenanlage mehr quer treffen, deut-

licher, siehe Abbildung 6. In den hierauf folgenden, kopfwärts gelegenen Schnitten verschwindet die Nebenniere vollständig, während die Niere selbst noch eine grosse Strecke weit kopfwärts zu verfolgen ist. — Das sympathische Ganglion liegt der Nebenniere nicht an.

Abbildung 6 zeigt den neunzehn Schnitte weiter schwanzwärts gelegenen Schnitt der gleichen Schnittreihe. Wir sehen hier hinter der Aorta und seitlich gelegen zwei venöse Gefässe, die sich dem Schwanze zu zur Hohlvene vereinigen. Vor diesen Gefässen und neben der Aorta durch eine breite Bindegewebsschicht von ihr getrennt liegt ein grosses sympathisches Ganglion, das mit seiner seitlichen Fläche an die innere hintere Wand der Nebennierenanlage zu liegen kommt.

Die Nebennierenanlage entspricht in ihrer Lagerung völlig dem vorhergehenden Bilde, nur ist der Umfang ein grösserer. Auch hier finden wir sie ringsherum von einer ringförmig verlaufenden Bindegewebskapsel umgeben. Durch feinste Züge von Bindegewebe, die der Kapsel entstammen, gewinnt die Randgegend des Gebildes eine undeutlich strahlenförmige Anordnung. Es werden die Zellhaufen in schmälere und breitere Abschnitte getheilt, während die mittleren Theile des Querschnitts durch die Nebennierenanlage auch der geringsten Anzeichen irgend eines Ueberganges in eine bestimmte Zellanordnung entbehren.

Zugleich sei erwähnt, dass die Grösse der Zellen der Nebennierenanlage eine sehr verschiedene ist. Kleinere Zellen überwiegen in den Randtheilen, grössere in der Mitte, alle sind sie von einfachem embryonalen Aussehen.

Abbildung 7 zeigt einen 13 Schnitte weiter schwanzwärts gelegenen Schnitt derselben Schnittreihe. Die beiden venösen Gefässe des vorigen Bildes sind zusammengeflossen, und wir finden hier an ihrer Stelle die grosse Vena cava (*V.C*). Hinter derselben liegen paarige sympathische Ganglion (*S.G*), seitlich von der Vena cava ist der Urether im Querschnitt getroffen. Zwischen Aorta, Vena cava, Urether, Niere und Leber liegt die Anlage der Nebennieren. Vor der Nebenniere sieht man nunmehr die Vena hepatica (*V. H*) aufgetreten, die einige Schnitte weiter schwanzwärts in die Vena cava einmündet. Innen und hinten von der Nebennierenanlage, von ihr durch zartes Bindegewebe getrennt, liegt wieder ein grosses sympathisches Ganglion, das vor die Aorta tritt, um sich hier mit dem entsprechenden Ganglion der andern Seite zu berühren. Die Nebennierenanlage hört unmittelbar auf der Wandung der Vena hepatica auf.

Abbildung 8, ein Querschnitt, der 5 Schnitte weiter schwanzwärts gelegen ist, zeigt diese Verhältnisse sehr schön. Hier ist das sympathische Ganglien unmittelbar vor der Aorta gelegen, nahe dem entsprechenden der andern Seite, während die untere Kuppe der Nebennierenanlage weiter nach der Seite der Niere zu gerückt ist. Zwischen beiden, dem sympathischen Ganglion und der untern Kuppe der Nebennierenanlage, ist eine breite, sie trennende Bindegewebsschicht getreten.

6 Schnitte weiter schwanzwärts tritt uns die Einmündung der Vena hepatica in die Vena cava vor Augen. Diesen Schnitt giebt Abbildung 9 wieder.

Wir bemerken hier dicht vor der Wirbelsäule auf jeder Seite ein sympathisches Ganglion. Zwei weitere sympathische Ganglien liegen zusammen dicht vor der Aorta. In dieser Ebene ragt anscheinend in in den Hohlraum der Vena hepatica ein Zapfen hinein. Dieser stellt einen Theil ihres Daches dar, und man bemerkt an ihm gerade noch die unterste Kuppe der Anlage der Nebenniere nach vorne und innen vom Urether gelegen.

Das Schema S. 27 soll das Verhältniss der Venen dieser Altersstufe kennzeichnen. Es ist einer Reihe auf einanderfolgender Schnitte derselben Schnittreihe entnommen. Es würde zu weit geführt haben, durch Einzelbilder der Schnitte das Verhalten klar zu legen. Man sieht, dass ein aus der Vena hepatica entspringendes starkes Gefäss von der rechten auf die linke Seite übertritt, um auf der linken Seite neben der Aorta die Richtung nach hinten anzunehmen. Hiebei wird das Gefäss enger. Indem sich das Gefäss wieder stark erweitert, biegt es hinter der Aorta wieder nach rechts ab, um in die Vena cava einzumünden. Thatsächlich liegt der Ausgangspunkt dieses Gefässbogens von der Vena hepatica an deren unteren Wand weiter schwanzwärts als die Einmündungsstelle in die Vena cava, sodass dieser venöse Bogen eine Schraubenwindung von schwacher Höhe um die Aorta beschreibt. Vor der Aorta endigt am Knie des Bogens linkerseits die Nebennierenanlage, rechts endigt sie, wie wir gesehen, auf der Vena Cava selbst.

Durchmustern wir eine Schnittreihe durch eine Maulwurfsfrucht von 9mm Nacken-Steisslänge, so finden wir, dass der Müller'sche Gang die Kloake noch nicht erreicht hat. Auf einem Querschnitt sehen wir in gleicher Höhe auftretend den oberen Pol der Niere, der Nebenniere und das offene Ende des Müller'schen Ganges, das heisst das Kopfende des Wolff-schen Körpers. Es liegt also jetzt die Nebenniere im Verhältniss zur Niere höher als bei einem Embryo von 12 mm Länge. Thatsächlich wird es sich so verhalten, dass die Niere noch nicht die Grösse erreicht hat, die sie beim 12 mm Embryo besitzt, dass also von jetzt ab die Niere in ihrem Wachsthum rasch vorwärts schreitet, während die Nebenniere im Längenwachsthum stehen bleibend mehr in die Dicke sich ausbreitet. Daher finden wir

hier die Gestalt der Nebennierenanlage schlanker, spindelförmiger. Sie ragt aus dem Mesenchym fast gar nicht in die Leibeshöhle vor. Nach dem Schwanz zu endigt die Nebenniere auch hier etwa in der Höhe der Grenze zwischen unterem und mittlerem Nierendrittel. Auch in diesem Entwicklungsalter wird dem untern Pol der Nebennierenanlage rechts durch die Vena hepatica, links durch eine Vene eine Grenze gesetzt, die der Vena hepatica entstammt und vorn um die Aorta herumgehend einen Venenbogen erzeugt. Auch in diesem Alter finden wir die Nebennierenanlage begleitet von einem sympathischen Ganglion, das in seinem Verhalten durchaus den beschriebenen Verhältnissen der 12 mm Maulwurfsfrucht entspricht. Es liegt an der hinteren inneren Seite der Nebennierenanlage zwischen ihr und der Aorta. Schwanzwärts rückt das Ganglion mehr nach vorn, tritt schliesslich an die vordere Seite der Aorta, um sich mit dem entsprechenden Ganglion der andern Seite zu verbinden. Die Kapselbildung der Nebenniere ist in diesem Alter schon vollendet, nur an der Stelle, an welcher das sympathische Ganglion der Nebennierenanlage anliegt, sehen wir das Bindegewebe oft lückenhaft durchtrennt und jugendliche Ganglienzellen den Zellen der Nebennierenanlage dicht anliegen. Mit den gewöhnlichen Färbeweisen ist daher eine scharfe Grenze zwischen sympathischem Ganglion und Nebennierenanlage oft schwer zu ziehen. Von Interesse ist es auch hervorzuheben, dass der Beginn des Müller'schen Ganges, also des Kopfendes der Urniere bei einer 12 mm Frucht etwa in gleicher Höhe mit dem unteren Ende der Nebenniere und zwar getrennt durch die Niere aufzufinden war. In diesem Alter fällt der obere Nebennierenpol mit dem Kopfende der Urniere in gleiche Höhe, auch hier schiebt sich die Anlage der bleibenden Niere zwischen Nebenniere und Wolff'schen Körper.

Die Abbild. 10—14 Taf. I u. II erläutern das Gesagte am besten. Abb. 10 ist dem Querschnitte einer 9 mm langen Maulwurfsfrucht entnommen. Wir sehen hier in gleicher Höhe den obern Nierenpol (*N*), den oberen Nebennierenpol (*NN*) und das Kopfende des Müller'schen Ganges (*MG*) auftreten. Zwischen dem zugespitzten Ende der Nebennierenanlage und der Aorta liegt ein auffallend grosses sympathisches Ganglion, mehr nach hinten dicht vor der Wirbelsäule ein zweites kleineres. Kopfwärts vereinigen sich diese beiden Ganglien.

Abb. 11 Taf. II ist dem als vierten schwanzwärts folgenden Schnitte derselben Schnittreihe entnommen. Wir sehen die Nebennierenanlage

auf dem Querschnitt grösser, auch hier liegt zwischen Aorta und Nebenniere, dieser dicht anliegend, das sympathische Ganglion. Hinter diesem tritt in dieser Höhe ein kleines venöses Gefäss auf. Die nächsten 26 Schnitte der Schnittreihe bieten grundsätzlich nichts Neues. Zum klareren Verständniss wurde Abb. 12 aus dem 17. Schnitt und Abb. 13 aus dem 25. Schnitt beigegeben.

Es ist aus diesen Zeichnungen klar zu ersehen, wie gegen das Schwanzende der Nebennierenanlage zu das sympathische Ganglion vor die Aorta tritt, während die Nebennierenanlagen stets fern von einander bleiben.

Abb. 14 stellt einen Schnitt der gleichen Schnittreihe dar, der 8 Schnitt weiter dem Schwanze zu als Abb. 13 der Schnittreihe entnommen wurde. Er wurde gewählt wegen der Klarheit, mit welcher in ihm der um die Aorta verlaufende Venenbogen zu Tage tritt. Die rechte Nebenniere endigte mit ihrem unteren Pol auf der obern Wand der Vena hepatica. Es ist dieses aus der Zeichnung nicht zu entnehmen, dagegen sieht man links an der Umbiegungsstelle des Venenbogens nach hinten das Gefäss scheinbar enger werden. Es beruht dieses nur darauf, dass die obere Wandung im Flachschnitt getroffen ist. In der flach getroffenen Wandung nimmt man gerade noch den unteren Nebennierenpol der linken Seite wahr, wodurch das Bild sehr lehrreich wird. In der Schnittreihe lässt sich beobachten, wie auch in diese Altersstufe der Venenbogen hinter der Aorta sich vereinigt. Es möge hier genügen, auch für dieses Alter die Thatsache festzustellen, dass der untere Pol jeder Nebenniere einem Venenbogen aufsitzt, der auf der rechten Seite von der Vena hepatica gebildet wird. Die Entwicklung dieses Venenbogens steht in enger Beziehung mit der Entwicklung der Vena cava. Näher hierauf einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Wichtig ist für uns ausserdem das Verhalten der Höhe, in welcher der untere Nebennierenpol im Vergleich zur Abgangsstelle des Urethers aus der Niere sich befindet. Bei der 9 mm langen Frucht steht der untere Nebennierenpol bedeutend weiter schwanzwärts als die Abgangsstelle des Urethers aus der Niere. Es reicht sogar der untere Nierenpol im Verhältniss zur Nebenniere nicht soweit schwarzwärts als der untere Pol der Nebenniere. Bedenken wir, dass die Niere sich sehr nahe dem Schwanzende der Frucht aus einer Sprosse des Wolff'schen Ganges anlegt, um dann allmählich kopfwärts zu rücken, so erklärt sich dieser Befund, den wir in unseren Fällen gemacht haben, nur dadurch, dass die Niere bei der Maulwurfsfrucht von 9 mm Länge schon ihre endgiltige Lagerungsstelle erreicht hat und nun durch Wachsthum nach allen Richtungen hin die Neben-

niere überflügelt. Es ist diese Thatsache um so bemerkenswerther, als in dem vorliegenden Entwicklungsalter von 9 mm Länge die Nebennierenanlage ebenso wie in noch jüngeren Entwicklungsstufen nach allen Richtungen durch eine ringförmig verlaufende Bindegewebsschicht abgegrenzt ist. Auf diese Thatsache muss bei der Erklärung über das Vorkommen versprengter Nebennieren im kleinen Becken ausdrücklich hingewiesen werden; später werde ich näher darauf eingehen.

Ziemlich verschieden von dem eben Beschriebenen finden sich die Verhältnisse der Nebennierenanlage bei einer Frucht von 7 mm Nacken-Steisslänge. Hier findet sich der kopfwärts gelegene Nebennierenpol weit höher als das obere Ende der Urniere. Daher treffen wir auf Querschnitten die Nebennierenanlage, wenn man die Schnittreihe vom Kopf zum Schwanzende hin verfolgt, zunächst neben der Aorta gelegen, ohne dass vom Ende des Müller'schen Ganges etwas zu sehen wäre. Vom Müller'schen Gang ist der Trichter, der aus dem Leibeshöhlenepithel entsteht, angelegt, und der Gang reicht selbst nur bis zur Höhe der Nierenanlage herab, hier endigt er blind dem Wolff-schen Gange dicht angelagert. Schwanzwärts endigt die Nebennierenanlage wiederum rechts auf der oberen Wand der Vena hepatica, während sie links auf dem schon früher beschriebenen Venenbogen ihr Ende findet. Vergleicht man die Höhe des Abganges des Urethers aus der Niere mit der Höhe der Lage des unteren Nebennierenpols, so beobachtet man, dass dieser weiter kopfwärts und zwar um ein bedeutendes gelegen ist als die Abgangsstelle des Urethers. Nehmen wir also die Lage der Nebennierenanlage als feststehend an, so ist für diese Entwicklungsstufe die Niere als noch nicht in ihrer endgiltigen Lagerung anzusehen. Die Nebenniere stellt einen spindelförmigen Körper von ziemlich bedeutender Längenausdehnung dar; er ist von dem umgebenden Gewebe dadurch deutlich abgegrenzt, dass die Mesenchymzellen um die Anlage eine ringförmige Anordnung und eine gestrecktere Form annehmen. Doch ist von einer Kapsel in dem vollendeten Sinne, wie wir sie bei 12 mm Frucht finden, noch nicht die Rede. Auch hier ist die Anlage der Nebenniere von einem sympathischen Ganglienhaufen begleitet, der in seinem oberen Abschnitt Verbindungen mit der dicht vor der Wirbelsäule gelegenen Reihe sympathischer Ganglien eingeht. Schwanzwärts

sehen wir auch in dieser Entwicklungsstufe, dass vor der Aorta die Ganglien der beiden Seiten zusammentreten. Hinter der Nebennierenanlage verläuft ein venöses Gefäss. Das Ganglion, das die Nebennierenanlage begleitet, steht also mit dem sympathischen Ganglion vor der Wirbelsäule durch einen breitern Faserzug in Verbindung, die in der Höhe des untersten Abschnittes der Nebennierenanlage verloren geht.

Der Wolff'sche Körper erweckt in dieser Altersstufe den Eindruck, als ob er vollständig erhalten sei, da wir auch an den obersten Querkanälchen des Wolff'schen Ganges Glomeruli auffinden. Die jüngeren Altersstufen lehren uns aber, dass der obere Abschnitt der Urniere schon als rückgebildet betrachtet werden muss, worauf ich bei der Besprechung dieser Stufen noch eingehen werde. So kommt es, dass die Nebennierenanlage dieser Altersstufen den Wolff'schen Körper überragt. Bei genauer Durchforschung auch dieser Altersstufe muss man zu dem Ergebniss gelangen, dass das Ende der Urniere in Rückbildung begriffen ist.

Es würde zu weit führen, alle diese Unterschiede zwischen der 7 mm Frucht und der vorerwähnten Altersstufe durch mehrere Zeichnungen von Querschnitten zu belegen. Ich gebe nur mit Abbild. 15 ein Bild aus einem Querschnitt, der gerade das offene Ende des Müller'schen Ganges zeigt. Ausser diesem sehen wir die Nebennierenanlage im Querschnitt getroffen. Zwischen ihr und Aorta liegt ein sympathisches Ganglion, das in Verbindung mit einem anderen sympathischen Ganglion steht, das dicht vor der Wirbelsäule gelegen ist.

Die ringförmige Anordnung des Bindegewebes um die Anlage der Nebenniere ist deutlich wahrnehmbar. Zur Erklärung der übrigen Verhältnisse mögen folgende kurze Angaben genügen. Auf 5 Querschnitten oberhalb des Endes der Oeffnung des Müllerschen Ganges ist die Nebennierenanlage noch zu sehen. 11 Schnitte dem Schwanze zu findet sich das untere Ende der Nebenniere. 5 Schnitte schwanzwärts von dem Querschnitt, dem Abbild. 15 entspricht, tritt der obere Nierenpol auf. Erst 10 Schnitte unterhalb des unteren Nebennierenpols sehen wir den Urether die Niere verlassen.

Auch für dieses Alter gilt die Beobachtung, dass der untere

Pol der linken Nebennierenanlage tiefer steht als der der rechten entsprechend der tieferen Lage des Venenbogens auf dieser Seite.

Bei einer Frucht von 6 mm Nacken-Steisslänge lässt sich der Müller'sche Gang noch nicht auffinden. Von ihm ist lediglich eine trichterförmige Einstülpung der Leibeshöhle zu bemerken. Ein weiterer deutlicher Unterschied zwischen der 6 mm und 7 mm langen Frucht besteht darin, dass die Cardinalvenen beiderseits vollkommen erhalten sind. Wir sehen die Nebennierenanlage das Kopfende der Urniere scheinbar überragen. Sie liegt zwischen Aorta und Cardinalvene. Am Kopfende des Wolff'schen Körpers zeigen die Querkanälchen des Wolff-schen Ganges deutliche Erscheinungen der Rückbildung. Es fehlen die Glomeruli, an andern Stellen verlieren die Querkanälchen ihren Hohlraum, auch ist oft die Verbindung eines Querkanälchens mit dem Wolff'schen Gang verschwunden. Alles Zeichen dafür, dass dieser oberste Theil der Urniere, in dessen Höhe die Nebenniere beider Frucht entsteht, in der Zeit der Anlage der Nebenniere sich rückbildet. Wenn vorher gesagt wurde, dass die Nebennierenanlage mit ihrem Kopfende das Ende der Urniere überragt, so gilt das in dieser Altersstufe für den in Thätigkeit befindlichen Theil der Urniere. Denn oberhalb des Endes des Wolff'schen Ganges treffen wir in Schnittreihen dieser Altersstufe plötzlich auf freie Kanälchen, die vor der Cardinalvene gefunden werden. Sie weisen durchaus mit keinem Gebilde eine Verbindung auf. Wenn sie auch häufig in ihrem Verlaufe der Nebennierenanlage zu gerichtet sind, so konnten diese Ueberbleibsel des oberen Abschnittes der Urniere niemals bis zur Nebennierenanlage hin verfolgt werden. Stets waren sie durch Bindegewebe deutlich von ihr abgegrenzt. Die Verbindung mit dem Wolff'schen Gang war für diese einzeln liegenden Kanälchen auch verschwunden. Ihrer Lage nach entsprechen sie dem Kopfende der Nebennierenanlage. Aus diesen Beobachtungen erhellt, dass der oberste Theil der Urniere schon in dieser frühen Entwicklungsstufe sich zurückbildet und verschwindet, zeitlich fällt dieser Vorgang zusammen mit der Entstehung der Nebennierenanlage. Wenn diese Beobachtungen einen Schluss zulassen, so ist es der, dass die Nebennierenanlage in ihrem allerersten Auftreten beim Maulwurf innerhalb des obersten Abschnittes der Urniere gesucht werden muss und nicht am Kopf-

ende der Urniere, wozu man leicht durch die Thatsache verführt werden kann, dass in gewissen Altersstufen die Nebennierenanlage das obere Ende der Urniere überragt. Dieses kommt erst in zweiter Linie dadurch zustande, dass der kopfwärts gelegene Abschnitt der Urniere sich rückbildet. Zu dem angegebenen falschen Schluss kann man umso leichter verführt werden, als in älteren Altersstufen bis zum obersten Theil der Urniere Glomeruli erhalten sind. Man würde also ohne die Zwischenstufen von 5 bis 7 mm langen Früchten die obersten Querkanälchen des Wolff-schen Ganges einer 5 mm langen Frucht für gleichwerthig erachten mit den obersten Querkanälchen des Wolff'schen Ganges bei der Frucht von 7 mm Länge. Thatsächlich ist aber bei diesem schon der Kopftheil der Urniere verschwunden und hat der Nebennierenanlage Platz gemacht.

Zu beweisen wäre nur noch, dass dieser sich rückbildende Theil der Urniere auch wirklich Urniere ist und nicht etwa Vorniere. Diese sich einem zunächst aufdrängende Auffassung fällt dadurch, dass beim Maulwurf wie bei allen höheren Wirbelthieren die Vorniere in der allerfrühesten Zeit des Entwicklungslebens sich rückbildet und nur rudimentär angelegt wurde. So finden wir bei einer Maulwurffrucht von 1,5 mm schon keine Spur mehr von einer Vorniere. Daher kann es sich bei den Rückbildungsvorgängen im Kopftheil der Urniere, die uns eben beschäftigten, auch nur um Rückbildungsvorgänge in der Urniere selbst handeln. Die Rückbildung beginnt nicht etwa am Kopfende der Urniere, sondern in der Mitte ihres oberen Abschnittes und schreitet nach beiden Richtungen kopf- und schwanzwärts fort.

Auch bei der 6 mm langen Maulwurffrucht ist die Nebennierenanlage begleitet von einer sympathischen Ganglienreihe, die auch hier dem Schwanze zu weiter nach vorne rückt. Im Gegensatz zur vorher besprochenen Altersstufe finden wir das der Nebenniere benachbarte Ganglion durch einen breiten Faserstrang mit dem sympathischen Ganglion, welches dicht vor der Wirbelsäule liegt, in Verbindung. In der Gegend des schwanzwärts gelegenen Endes entfernen sich die beiden Ganglien weiter von einander, so, dass das Ganglion, welches der Nebennierenanlage benachbart ist, der Leibeshöhle sich nähert, es treten aber die entsprechenden Ganglien der beiden Seiten noch nicht vor der Aorta zusammen, wie wir es bei älteren Früchten beobachtet

haben. Es wäre noch festzustellen, wo der untere Pol der Nebennierenanlage dieser Entwicklungsstufe gefunden wird. Er liegt weit ab vom oberen Nierenpol in einer sehr gefässreichen Gegend. Man sieht auf der linken Seite neben der Cardinalvene ein längsgerichtetes Gefäss auftreten, in welches ein von hinten nach vorn stark geschlängelt verlaufendes venöses Gefäss einmündet. Dieses verläuft also in der Richtung vom Gekröse im Halbbogen um die Aorta herum, den Wolff'schen Körper begrenzend. Hier endigt der untere Pol der Nebennierenanlage auf der linken Seite. Rechts beobachtet man die gleichen Verhältnisse, mit dem Unterschied, dass das im Halbbogen verlaufende venöse Gefäss sich in die Leber hinein verliert. Wir haben es hier also mit der Anlage der Vena hepatica zu thun. Die beiderseitigen Gefässe sind als die Anlage des venösen Ringes zu betrachten, dem in älteren Entwicklungsstufen die Nebennierenanlage mit ihrem unteren Pole aufsitzen. Es würde zu weit führen, alle diese in so kurzer Zeit bei der Frucht auftretenden Aenderungen der Lage der einzelnen Anlagen durch Zeichnungen der Schnittreihen zu veranschaulichen. Es können nur die wichtigsten Verhältnisse durch einige Bilder vor Augen geführt werden. Im übrigen mögen folgende kurze Angaben die Verhältnisse erläutern. Bei der Frucht von 6 mm Länge finden wir den Beginn des Keimepithels erst 10 Schnitte unterhalb des unteren Poles der Nebennierenanlage auftreten. Die Nierenanlage besteht nur aus einer zweigetheilten Knospe, welcher einige Sprossen aufsitzen. 34 Schnitte unterhalb des unteren Nebennierenpols tritt erst die Anlage der Niere auf. In der Höhe des Kopfendes der Nebennierenanlage findet sich am Wolff-schen Körper ähnlich dem tiefer liegenden Keimepithel eine Zellvermehrung in den seitlichen Abschnitten; es ist dieses die erste Anlage des Müller'schen Ganges.

Histologisch wäre hervorzuheben, dass die Anlage der Nebenniere keine Kapsel besitzt; auch in diesem Alter beobachten wir nur, dass die Zellen des umgebenden Bindegewebes eine etwas längliche Gestalt annehmen und sich rings um die Nebennierenanlage ordnen. Trotzdem bietet es keine Schwierigkeit, die Zellen der Nebennierenanlage von dem Bindegewebe zu unterscheiden. Die Grösse der Zellen, die reichlich sich vorfindenden Kerntheilungsbilder bezeichnen die Anlage zur Genüge. In diesem Entwicklungsalter liegt die Anlage der Nebenniere, die in ihrem

Wachsthum schwanzwärts vorschreitet, oft so dicht an einem Glomerulus, dass nur bei geeigneter Färbung die dünne Bindegewebsschicht, welche sie trennt, nachgewiesen werden kann. Die Auffassung, dass Zellen von der Wandung des Malpighischen Körperchens der Nebennierenanlage zugeführt werden, ist nach meinen Beobachtungen mit Bestimmtheit auszuschliessen.

Ich gebe aus der Schnittreihe einer 6 mm langen Maulwurffrucht drei Bilder zur Erläuterung der Verhältnisse. Abbild. 16 stellt einen Querschnitt durch das Kopfende der Nebenniere dar. Wir sehen die Anlage des Müller'schen Ganges, die Cardinalvene und zwischen beiden ein in Rückbildung begriffenes Querkanälchen.

Abbild. 17 stellt den 10 Schnitte weiter schwanzwärts gelegenen Querschnitt dar. Wir finden hier die gleichen Verhältnisse; gewählt wurde das Bild, weil die ausserordentlich nahe Anlagerung der Nebennierenanlage an das Malpighi'sche Körperchen deutlich zu Tage tritt. Die Abgrenzung ist auf dem Bilde schärfer geworden, als es im Schnitt selbst hervortritt.

Abbild. 18 stellt den vierten auf den vorigen schwanzwärts folgenden Querschnitt dar. Er trifft das untere Ende der Nebennierenanlage. Man sieht zwischen Nebenniere und Leibeshöhlenepithel zahlreiche Anschnitte von kleinen Gefässen auftreten. Ebenso seitlich und hinter der Nebennierenanlage. Es sind dieses die Anschnitte eines einzigen stark geschlängelt verlaufenden Gefässes, das im Bogen verlaufend den unteren Pol der Nebennierenanlagen überzieht, um in das hinter ihr liegende grössere Gefäss einzumünden. In dieser Altersstufe beobachtet man sehr gut, dass das sympathische Ganglion, das in älteren Stufen der Entwicklung der Nebennierenanlage anliegt, sich durch Abzweigung vom Sympathicus bildet.

Wie schon erwähnt, tritt die Anlage der Niere erst sehr viel weiter schwanzwärts auf.

Schneidet man Früchte in der Länge von 5—6 mm, so ändert sich das Verhältniss im Vergleiche mit der eben beschriebenen Entwicklungsstufe nur darin, dass die Anlage der Nebenniere kürzer wird, das heisst sie rückt weiter kopfwärts und liegt innerhalb des oberen Abschnittes der Urniere, aus Gründen, die oben auseinander gesetzt wurden. So finden wir bei einer Frucht von 5,5 mm Länge die Nebennierenanlage als einen kurzen spindelförmigen Körper von nur wenig länglicher Gestalt. Der feinere Aufbau ist lockerer, von dem umgrenzenden Bindegewebe ist die Anlage nur durch Form und Grösse der Zellen unterschieden. Ein begleitendes Ganglion tritt deutlich zu Tage, doch sieht man oft nur Faserzüge bis in die Nähe reichen. Die Abgrenzung

von allen umgebenden Geweben (Peritoneum, Malpighi'sche Körperchen, Querkanälchen) ist eine vollkommene.

Abbild. 19 zeigt einen Querschnitt innerhalb des oberen Drittels der Urniere und führt die angegebenen Verhältnisse vor Augen.

Je jünger nun die Früchte gewählt werden, desto kleiner wird die Anlage der Nebenniere an Umfang, schliesslich besteht sie nur aus einem Haufen von Zellen, die zwischen Wolff'schem Körper und Aorta aufzufinden sind. Sie befinden sich in einer ausserordentlich blutreichen Gegend, eine Verbindung mit Nachbargeweben ist nicht aufzufinden.

Abbild. 20 Taf. I stellt einen Schnitt durch die Nebennierenanlage einer 5,2 mm langen Maulwurffrucht dar. Es ist ein Haufen grosskerniger Zellen, die zwischen Wolff'schem Körper und Aorta im oberen Abschnitt der Urniere liegen. Kerntheilungsbilder sieht man überall in der Anlage.

Es stand mir eine ganz ausserordentlich grosse Anzahl von Früchten dieses entscheidenden Entwicklungsalters zur Verfügung. In sämmtlichen Schnittreihen, die Früchten von 4,2—5,2 mm Länge entnommen waren, konnte ich die Anlage der Nebenniere als einen Haufen grosskerniger in Theilung begriffener Zellen nachweisen.

Abbild. 21 ist einer Frucht von 4,5 mm Länge entnommen. Man beobachtet hier dieselben Verhältnisse, wie wir sie vorher beschrieben nur ist der Zellhaufen, der die Nebennierenanlage darstellt kleiner. Bei Früchten von 4,4 mm Nacken-Steisslänge und darunter war von einem Zellhaufen, der als Nebennierenanlage gedeutet werden könnte, nichts aufzufinden. Insbesondere war es mir nicht möglich, Zellstränge geschweige denn Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels aufzufinden, die auf eine Entstehung der Nebennierenanlage aus dem Leibeshöhlenepithel hinwiesen.

Stets handelte es sich nur um einen Haufen weniger grosskerniger in Theilung begriffener Zellen, wie sie Abbild. 21 deutlich zeigt, die vollkommen frei im Mesenchym aufzufinden sind. Der Lage nach entspricht der Zellhaufen vollständig der Anlage der Nebenniere, wie wir sie als sicher bis zu älteren Früchten hin verfolgt haben. Bei jüngeren Früchten von 4 und 3 mm Länge sieht man an der entsprechenden Stelle Bilder, die höchstens die Behauptung zulassen, dass einzelne Mesenchymzellen grosskerniger werden. Jedenfalls ist von einer Entstehung der Nebennierenanlage aus einer Ausstülpung des Leibeshöhlenepithels für Maulwürfe trotz der

grossen Anzahl von Früchten in der einschlägigen Altersstufe, die mir zur Verfügung stand, nichts zu bemerken.

In ganz jugendlichen Entwicklungsstufen beobachtet man im oberen Abschnitt der Urniere am Leibeshöhlenepithel des Wolff'schen Körpers Kerntheilungsbilder, Hand in Hand gehend mit Grösserwerden der Zelle. Dieser Vorgang findet aber an der ganzen Strecke zwischen der Ansatzstelle des Gekröses und der seitlichen Grenze des Wolff'schen Körpers statt. Um in die Lage zu kommen, die Nebennierenanlage beim Maulwurf als vom Leibeshöhlenepithel abstammend anzusehen, dürfte die Vermehrung des Leibeshöhlenepithels nicht an allen Stellen vorkommen. Vom Keimepithel ist in der fraglichen Höhe der Urniere nicht die Rede. Diese undeutlich begrenzte Zellvermehrung aus dem Leibeshöhlenepithel in der ganzen Gegend des Wolff'schen Körpers fasse ich als Mesenchymbildung auf.

Da mir ein so ausserordentlich reichhaltiger Untersuchungsstoff zur Verfügung stand und ich niemals in der Lage war, auch nicht in einer Zeit, in der die Nebennierenanlage nur aus einem Haufen weniger Zellen besteht, irgend welche Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel aufzufinden, so schliesse ich die unmittelbare Abstammung der Nebenniere beim Maulwurf vom Leibeshöhlenepithel oder von seinen Einstülpungen aus. Es findet hier nichts dergleichen statt, was wir bei Kaninchen zu beobachten in der Lage waren.

Die erste Anlage der Nebennieren sehen wir auftreten als eine Zellvermehrung, die frei im Bindegewebe zwischen Aorta und Wolff'schem Körper liegen. Es ist dieser Befund beim Maulwurf bei oberflächlicher Betrachtung sehr verschieden von unseren Befunden beim Kaninchen. Bedenken wir aber, dass die Urniere bei Insectivoren, wie ich oben nachgewiesen habe, in ihrem oberen Drittel die Rückbildung schon sehr viel früher beginnt, als es bei Rodentien der Fall ist, so ist es erklärlich, dass auch die einstigen Verbindungen der Urnierenkanälchen mit dem Leibeshöhlenepithel sehr frühzeitig zu Grunde gehen. Es sind dann Ueberreste, wie wir sie beim Kaninchen kennen lernten (Ausstülpungen der Leibeshöhle, Zellstränge) nicht mehr wahrzunehmen.

Meine Befunde über die Nebennierenentwicklung beim Maulwurf kann man auf zweierlei Weise deuten.

Es lässt sich annehmen, dass von der Rückbildungszeit der Urnierentrichter Zellen dieser im Mesenchym liegen bleiben, um in späterer Zeit, in der Zeit der Rückbildung des oberen Drittels der Urniere, sich zu vermehren, und die frei im Mesenchym auftretende erste Anlage der Nebenniere zu liefern.

Oder aber man kann die erste Anlage der Nebenniere, die frei im Mesenchym auftritt, auf das Mesenchym selbst zurückführen. Doch auch das Mesenchym stammt in letzter Linie vom Leibeshöhlenepithel ab, und so würden beide Erklärungsweisen auf dasselbe Urgewebe zurückgreifen.

Die erste Erklärungsweise scheint mir wahrscheinlicher.

c. Schlussfolgerung über die erste Anlage der Nebennieren in der Wirbelthierreihe.

Vergleichen wir die früheren Arbeiten und meine Untersuchungen, so ist offenkundig, dass der Unterschied der Ergebnisse in der Grösse der Untersuchungsreihe liegt. Nur bei einer grossen Menge verschiedener Altersstufen war es möglich zu meinen Ergebnissen zu gelangen. Aber auch nur dadurch wird es verständlich, dass bisher so sehr von einander abweichende Ansichten vorlagen.

Würde mir nicht eine lückenlose Untersuchungsreihe der Selachier zur Verfügung gestanden haben, so würde ich zweifellos zu der Ueberzeugung gelangt sein, dass die Suprarenalkörper sich vom Sympathicus abzweigen. In einem sehr kurzen Zeitabschnitt sind die Anlagen der Suprarenalkörper nämlich von der Urniere abgetrennt, und kommen dann unmittelbar an die sympathischen Ganglien zu liegen.

Sehr lehrreich waren mir die Untersuchungen am Maulwurf. Die Entwicklung der ersten Anlage geht sehr rasch vor sich — es gilt dieses in gleicher Weise für das Kaninchen —. Die erste Anlage liegt in der weiteren Entwicklung den benachbarten Geweben oft so dicht an, dass es mir verständlich ist, dass Untersucher, denen die grosse Anzahl der einschlägigen Altersstufen nicht zur Verfügung stand, die erste Anlage der Nebennieren auf das eine oder andere der in Frage kommenden benachbarten Gebilde bezogen.

Die jüngsten Entwicklungsstufen selbst aber wurden nur von Hans Rabl (72) beim Hühnchen gesehen. Er fand, wie oben angegeben, dass die erste Anlage der Nebenniere von Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels geliefert wird, diese deutete er als Reste der Vorniere. Der Lage nach finden sich die Ausstülpungen des Leibeshöhlenepithels nach Rabl im Bereich der Urniere. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich behaupte, dass Rabl zu der Deutung der Kanälchen als Ueberbleibsel der Vorniere nicht gekommen wäre, wenn nicht die Arbeit von Semon (92) über Ichthyophis glutinosus vorgelegen hätte. Dieser lässt, wie schon gesagt, die Nebennieren aus dem Epithel der Malpighi'schen Körperchen der Vorniere entstehen, während die zugehörigen Gefässe und Kanälchen mit den Aussen- und Innentrichtern zu Grunde gehen.

Es ist sicherlich denkbar, dass ursprünglich die Vorniere die Nebennierenanlage geliefert hat. Ich glaube aber nach meinen Befunden die Ergebnisse Rabl's dahin deuten zu müssen, dass auch beim Hühnchen die Anlage der Nebenniere aus den Urnierentrichtern hervorgeht.

Alle übrigen Arbeiten über die Entwicklung der Nebennieren der Vögel und der Säugethiere haben das gemeinsame, dass die beschriebenen „ersten Anlagen" der Nebennieren nicht der ersten Anlage entsprechen. Die beschriebenen Befunde sind richtig, aber die früheste Anlage, die in einer ausserordentlich kurzen Zeit gebildet wird, wurde nicht gesehen.

So wurde Mitsukuri (61) zu der Auffassung geführt, dass die Nebenniere ein Abkömmling des Mesenchyms sei. Die jüngsten von ihm gesehenen Altersstufen entsprechen genau meinen Befunden in einer Entwicklungszeit, in der die Nebennierenanlage vom Leibeshöhlenepithel schon vollständig abgegrenzt war (vergleiche meine Abbild. 1). Dass Mitsukuri selbst zweifelhaft darüber war, ob die Nebenniere frei im Mesenchym entsteht oder nicht, geht daraus hervor, dass er angiebt, die Abgrenzung seiner ersten Anlage der Nebenniere sei zwar gegen die hintere Umgebung eine scharfe, gegen das Leibeshöhlenepithel aber sei sie weniger scharf.

Gottschau (30) standen offenbar viel zu alte Entwicklungsstufen zur Verfügung. Janosik (46), Mihalkovics (57) und Inaba (47) leiten die Nebennieren vom Leibeshöhlenepithel

ab; die Untersuchungen erstreckten sich auf Ungulaten, Rodentien und Carnivoren. Letztere kommen in Wegfall, da Janosik's Untersuchungen bei Katzenfrüchten — es ist dies der einzige Untersuchungsfall über Carnivoren — sich offenbar in dieser Thierklasse nur in älteren Entwicklungsstufen bewegen. Somit kommen von früheren Untersuchungen nur Ungulaten und Rodentien in Betracht. Ueber die Nager hinaus fehlen in der Säugerreihe Untersuchungen über die erste Anlage der Nebennieren überhaupt.

Die Befunde der zuletzt erwähnten Forscher, die die erste Anlage der Nebennieren auf das Leibeshöhlenepithel beziehen, sind nicht unrichtig, doch entsprechen ihre Mitttheilungen nicht der allerersten Anlage, wie sie annehmen.

Meine Untersuchungen am Kaninchen haben ergeben, dass die erste Anlage der Nebennieren nicht als eine unmittelbare Wucherung des Leibeshöhlenepithels aufzufassen ist, sondern aus Ueberbleibseln der Urnierentrichter entsteh. Während diese sich umwandeln, verlieren sie im vorderen Abschnitt ihre Höhlung, und wir sehen dann zeitweise die erste Anlage der Nebenniere durch Stränge mit dem Leibeshöhlenepithel in Verbindung. Die hierdurch sich ergebenden Bilder wurden wohl von früheren Forschern gesehen.

Meine Untersuchungen am Maulwurf haben gezeigt, dass bei höheren Säugern die Nebennierenanlage in frühester Zeit frei im Mesenchym entsteht, und zwar jedenfalls auch aus Ueberbleibseln der frühzeitig sich rückbildenden Urnierentrichter. Wir haben gesehen, dass das obere Drittel der Urniere sich schon sehr frühzeitig zurückbildet, in der Zeit der Anlage der Nebenniere, und dass diese dadurch an das Kopfende der Urniere scheinbar verlagert wird. Dieser Befund der freien Bildung im Mesenchym hat mit gleichen Angaben früherer Forscher nichts gemeinsames. Diese Angaben früherer Forscher beziehen sich auf niedere Säuger und auf Altersstufen, in denen die Verbindung mit den Urnierentrichtern verloren gegangen war. Meine Untersuchungen am Maulwurf sind bisher überhaupt die einzigen im grösseren Maassstabe an höheren Säugern, d. h. an höherstehenden, als die Rodentien, ausgeführten. Nach den Untersuchungen am Kaninchen fühle ich mich berechtigt, auch für die höheren Wirbelthiere die

Nebennierenanlage auf die Urnierentrichter zurückzuführen, wenn auch der unmittelbare Nachweis an äusseren Gründen scheitert.

Ich komme daher zu dem Schlusse, dass wir bei **niederen Wirbelthieren** zwei Nebennierenanlagen besitzen, die eine entsteht aus **Querkanälchen der Urniere** und liefert die Suprarenalkörper, die andere entsteht aus den **Urnierentrichtern** und liefert den ursprünglich paarigen Interrenalkörper. Bei **höheren Wirbelthieren** entstehen die Nebennieren aus den Urnierentrichtern. Dieser Vorgang lässt sich bis zu den Rodentien unmittelbar nachweisen, von da ab entstehen die Nebennieren frei im Mesenchym, doch dürften auch hier die Urnierentrichter in letzter Linie die erste Anlage liefern.

Nur einer Anlage der Nebennieren niederer Wirbelthiere (dem Interrenalorgan) entspricht also die Nebenniere des Menschen und der Säuger.

d. Die Entwicklung des Markes der Nebennieren bei Säugern.

Das Mark der Nebennieren führte Balfour (5), Braun (14), Hoffmann (42), Inaba (47), Mitsukuri (61), Rabl (72), Weldon (110), van Wijhe (115) auf den Sympathicus zurück. von Brunn (15) und Semper (93) liessen es aus einem bindegebigen Blastem entstehen. Janosik (46) und Valenti (103) sahen als Quelle die gleiche Anlage, aus der die Rindenschicht entstehen sollte. Gottschau endlich nimmt eine zeitlebensdauernde Umwandlung von Rinde in Mark an.

Hieraus ersehen wir, dass die grösste Anzahl der Forscher, und unter ihnen die neueren, an die Herkunft der Markschicht aus dem Sympathicus glauben, eine Lehre, die auch in allen Lehrbüchern Eingang gefunden hat.

Bei nüchterner Betrachtug der früheren Kenntnisse, die die Ableitung des Markes der Nebennieren aus dem Sympathicus zur Folge hatte, muss man zugeben, dass ein Beweis für die Abstammung des Markes aus dem Sympathicus nicht geliefert wurde. Sorgfältige Beobachter geben dieser Thatsache auch beredten Ausdruck.

So führt Rabl (72) alle Gewebe an, aus denen möglicherweise das Mark entstanden sein könnte, und gelangt dann zu

dem Schluss: „Es bleibt also nichts anderes übrig, als die Markzellen für abgetrennte Ganglienzellen zu nehmen, welche in so fern einen dem embryonalen nahestehenden Zustand zeigen, als ihr Kern nicht den Charakter des Zellkernes einer ausgebildeten Ganglienzelle besitzt und der Zellleib keine Nervenfortsätze entwickelt hat."

Dem fügt Rabl noch folgende Punkte als positive Beweise für die Entstehung des Markes aus dem Sympathicus bei:

1. Beim erwachsenen Thier finden sich in der Nebenniere Zellen, die eine ununterbrochene Kette zwischen der Ganglienzelle und Markzelle erkennen lassen.

2. Die Zahl der als embryonale Ganglienzellen gedeuteten Gebilde ist so gross gegenüber der Zahl der Ganglienzellen des Erwachsenen, dass eine Umwandlung aller jener in echte Ganglienzellen nicht anzunehmen ist.

3. Das Lageverhältniss von Mark und Rinde bei den 3 Klassen der Amnioten weist auf ein „successives Einwuchern" von der Peripherie in das Innere des Gebildes hin, indem das Mark bei den Reptilien zum grössten Theil hinten an der „Peripherie", bei den Vögeln durch das ganze Organ vertheilt, bei den Säugern endlich in seinem Innern gelegen ist.

Gegen diese „positiven Beweise" lässt sich sagen, dass erstens unsere jetzigen Untersuchungsweisen aus den Zellformen einen Schluss nicht gestatten. Zweitens wissen wir, dass die Nebenniere ein an Nervenbestandtheilen so reiches Gebilde ist, dass die Verwendung der grossen Anzahl der Ganglienzellen zur Bildung der Nervenbestandtheile des Gebildes eine genügende Erklärung für ihr Vorhandensein im jugendlichen Alter abgiebt.

Der dritte Beweis, der sich auf vergleichend morphologische Untersuchungen stützt, scheint der schwerwiegendste zu sein.

Es ist offenbar, dass die Anschauung, das Mark der Nebenniere entwickle sich aus dem Sympathicus, ohne die bestehende Homologie niemals angenommen worden wäre.

Alle Forscher gingen an die Untersuchungen mit unbewusstem Vorurtheil heran. Die bestehende Homologie schien so klar und durchsichtig, dass niemand daran dachte, sie könne falsch sein. So ist es verständlich, dass alle Forscher die Entwicklung des Markes aus dem Sympathicus als Thatsache an-

sahen, und an Stelle „positiver Beweise“ Annahmen setzten. Bekanntlich leitete man die Suprarenalkörper niederer Wirbelthiere vom Sympathicus ab. Bei höheren Wirbelthieren fand man in der Nebenniere zwei Gewebe, ein Mark und eine Rinde. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass der Nebenniere ein sympathisches Ganglion beigeordnet ist, und dass von ihm Bestandtheile in jene einwandern. Hierzu kam noch, dass es gelang Thiere zu finden, bei denen die beiden Bestandtheile so gelagert sind, dass das Mark von der Rinde nicht völlig umschlossen wird. So schien es selbstverständlich, dass das Mark höherer Wirbelthiere den Suprarenalkörpern niederer Wirbelthiere entspräche, und von den niederen Wirbelthieren zu den höheren ein Hineinwandern des Markkörpers in den Rindenkörper stattfinde.

Bei meinen Untersuchungen bröckelte ein Beweisstück nach dem andern, das diese Lehre zu Tage gefördert hat, ab, und ich werde später zusammenfassend die einzelnen Punkte besprechen und an Stelle der geltenden Homologie eine andere setzen. Hiermit fällt auch das Hauptbeweisstück für die Entwicklung des Markes aus dem Sympathicus. Schon hier aber weise ich darauf hin, dass wie wir aus meinen Untersuchungen an Selachiern ersehen haben, die Suprarenalkörper in ihrer ersten Entstehung mit dem Sympathicus nichts zu schaffen haben, sondern dass sie aus Querkanälchen der Urniere entstehen. Hiermit ist der Ausgangspunkt, der zur jetzt geltenden Lehre über die Homologie der Nebennieren führte, als unrichtig erwiesen, und dieses allein würde genügen die bestehende Lehre zum mindesten anzuzweifeln. Ich bin aber in der Lage, an Stelle dieser Lehre eine andere zu setzen. Hiervon später.

Untersucht man die Entwicklung der Nebennieren höherer Wirbelthiere bis zur Vollendung des Gebildes, bis zum Erwachsenen, so begegnen uns auch hier Befunde, die gegen eine Abstammung des Markes vom Sympathicus sprechen.

Es ist schon von früheren Forschern darauf aufmerksam gemacht worden, dass die Sonderung des Nebennierengewebes in Mark und Rinde erst sehr spät auftritt, in einer Zeit, in der sicherlich von einem Einwandern von Zellen aus dem Sympathicus nicht mehr gesprochen werden darf, in einer Zeit, in der die Nebenniere nach allen Richtungen hin durch eine Kapsel scharf begrenzt ist.

So finden wir bei einem Maulwurf von 12 mm Länge die Nebennierenanlage scharf umgrenzt, obwohl nach der geltenden Anschauung die sympathischen Bestandtheile schon zum grossen Theil eingewandert sein müssten. Dass Bestandtheile des Sympathicus in früheren Altersstufen eingewandert sind, habe ich schon früher auseinandergesetzt. Trotzdem ist in dem Gewebe nur eine einheitliche Anordnung zu finden. Wäre die Annahme richtig, dass die Marksubstanz durch eingewanderte Zellen des Sympathicus gebildet wurde, so müssten wir in der angegebenen Altersstufe doch in den mittleren Abschnitten schon einen gewaltigen Unterschied in den Zellformen wahrnehmen. Dieses ist aber nicht der Fall.

Wie entsteht aber die Sonderung in Mark und Rinde? Um diese Frage zu beantworten, ist es von Wichtigkeit zu wissen, wie die Nebenniere in einer Entwicklungsstufe aufgebaut ist, in der sich Mark und Rinde deutlich abgrenzt, aber noch nicht die feinere Sonderung im Aufbau der Rinde und des Marks selbst ausgeprägt ist, die wir in der Nebenniere des Erwachsenen finden.

Untersucht man die Nebenniere der menschlichen Frucht im dritten Monat zum Beispiel, so ist Mark und Rinde deutlich abzugrenzen.

Die Rinde zeigt folgenden Bau.

Die Zellen, die sie zusammensetzen, sind kleiner als die Zellen des Marks, sie liegen dicht aneinander. Die Zellen liegen in Haufen geballt, die durch Bindegewebszüge von einander getrennt sind. Die Bindegewebszüge sind strahlenförmig angeordnet, und an der Grenze von Rinde und Mark bilden diese Bindegewebszüge feinste Fasern, die ringförmig geordnet Mark und Rinde trennen.

Gefässe konnte ich in die Rinde nur von der Kapsel eintreten sehen.

Der Bau des Markes ist dadurch gekennzeichnet, dass zahlreiche venöse Capillaren, die von der Vena centralis ausgehen, die Zellstränge, aus denen das Mark sich zusammensetzt, trennen. Bindegewebszüge findet man in dem Mark n i c h t, häufig täuschen blutleere Capillaren, deren Wandungen an einander liegen, Bindegewebe vor. Die Zellstränge des Markes liegen dem Endothel der Venen unmittelbar an.

Ich habe nun feststellen können, dass die erste Sonderung

von Rinde und Mark in dem ursprünglich gleichartigen Gewebe der Nebennierenanlage dadurch bemerkbar wird, dass von der Kapsel ausziehende Bindegewebszüge die Randtheile in einzelne Zellhaufen theilen. Später erst treten in den mittleren Abschnitten Gefässe auf, die die Zellen der Anlage in Stränge sondern. Dieses geschieht in einer Zeit, in der von einem Einwandern von Zellen des Sympathicus nicht mehr gesprochen werden kann. Ich glaube daher, dass die eingewanderten Nervenbestandtheile aus dem Sympathicus lediglich dazu verwandt werden, die reichen Nervenbestandtheile zu liefern, denen wir in der Nebenniere des Erwachsenen begegnen, dass sich aber Mark und Rinde aus ein und demselben Urgewebe entwickeln.

Die ausserordentlich verschiedenen Zellformen, die wir in den Nebennieren des Erwachsenen treffen, erschweren die Untersuchung ausserordentlich. Ich untersuchte Nebennieren folgender Vertreter: Mensch, Fledermaus, Katze, Maulwurf, Kaninchen, Meerschwein, Schaf, Schwein. In keinem Falle hatte ich Befunde, die sich mit meiner oben angegebenen Auffassung nicht gedeckt hätten.

II. Theil.

Die Entstehung der versprengten Nebennieren des Menschen.

A. Die früheren Befunde.

I. Die Fundorte.

Das Vorkommen sogenannter „accessorischer“ Nebennieren ist seit Morgagni (64) 1740 und Duvernay (24) 1751 bekannt. Die Angaben, welche sich vor diesen beiden Forschern in der Literatur auffinden lassen, sind zu unsicher, als dass man sie in Berücksichtigung ziehen könnte. Auch nach Morgagni finden sich eine Reihe von Angaben über versprengte Nebennieren, die beiseite gelassen werden müssen. Es handelt sich in den Fällen um ungenügende Angaben über den feineren Bau der fraglichen Gebilde, sei es dass eine genaue Untersuchung unterlassen, sei es dass sie aus äusseren Gründen nicht möglich war.

Mit Sicherheit können wir das Vorkommen versprengter Nebennieren an folgenden Stellen des Körpers behaupten.

I. In Rinde und Mark der Nebenniere selbst.
II. In der Nierensubstanz und unter der Nierenkapsel.
III. In der Substanz des rechten Leberlappens.
IV. Zwischen den Strängen des Plexus renalis et solaris.
V. Retroperitoneal in der Gegend zwischen Ligamentum latum und Niere zu beiden Seiten der Wirbelsäule.
VI. Im Ligamentum latum.
VII. Längs des Samenstranges.
VIII. Zwischen Hoden und Nebenhoden.
IX. Im Corpus Highmori des Hodens.

Diese Fundorte können wir in zwei grosse Gruppen eintheilen. Erstens finden wir versprengte Nebennieren in der Nähe des Hauptorgans. Hierzu müssten wir die versprengten Nebennieren rechnen in der Nebennierensubstanz, in der Nebennierenrinde, im Nierenparenchym, unter der Nierenkapsel und in dem Lebergewebe.

Arbeiten, die sich auf derartige Befunde beziehen, lieferten: Veslingius (105), Bartholin (6), Morgagni (64), Duvernay (24), Heim (37), Hartmann (35), Welsch (111), Sebastian (88), Haller (36), Maier (55), Schmidt (86), Otto (68), Huschke (44), Wallmann (107), Arnold (3), Bergmann (8), Kühn (50), Chiari (19), Schmorl (87), Ulrich (102), Klebs (48), Gravitz (31), Lubarsch (53).

Zweitens finden wir versprengte Nebennieren, die weit entfernt von der Nebenniere selbst gelagert sind. Wir rechnen hierzu alle die versprengten Nebennieren, die wir weiter schwanzwärts gelegen finden als der untere Nierenpol.

Derartige Befunde machten: Rokitansky (78), Ulrich (102), Chiari (19), Lubarsch (53), Benneke (7), Marchand (54), Dagonet (21), Rossa (79), D'Ajutolo (1), Schmorl (87), Roth (80), Gottschalk (29), Robert Meier (59), Michael (57) und Wiesel (114).

Diese Eintheilung ist durchaus keine strenge. Sie soll nur von praktischem Werth für unsere späteren Untersuchungen sein.

II. Häufigkeit des Vorkommens.

Das Vorkommen versprengter Nebennieren scheint ein sehr gewöhnlicher Befund zu sein. Leider stehen uns hierüber bisher keine eingehenden Untersuchungen zur Verfügung. Es ist dieses umso merkwürdiger, als die Physiologen die Art der Thätigkeit der Nebennieren mit grossem Eifer durch Versuche am lebenden Thier zu erforschen versuchten. In allen Arbeiten über die

physiologische Bedeutung der Nebennieren finden die versprengten Nebennieren gar keine Berücksichtigung oder nur eine beiläufige Erwähnung. Sollten die Angaben Stillings (97) sich bewahrheiten, dass die versprengten Nebennieren des Kaninchens nach Entfernung beider Nebennieren sich vergrössern, so würden sich die auffallenden Gegensätze in den Ergebnissen der physiologischen Arbeiten über die Folgen der Nebennierenausrottung leicht erklären. Es wäre von Werth für die Physiologie und Pathologie zu wissen, ob das Vorkommen versprengter Nebennieren bei Thieren und bei Menschen ein normaler Befund ist oder nicht.

Hervorheben möchte ich, dass derartige Untersuchungen durchaus die Voraussetzung verlangen, dass alle Theile, in welchen versprengte Nebennieren vermuthet werden, in Reihenschnitte zerlegt werden. Die versprengten Nebennieren sind nämlich in der grössten Mehrzahl der Fälle nach meinen Beobachtungen so winzig klein, dass sie dem blossen Auge nothwendigerweise entgehen müssen. Nur auf Grund derartig genauer Untersuchungen wird man ein endgiltiges Urtheil fällen können. Dass die Grösse einer versprengten Nebenniere bei der Umfangzunahme, die sie unter Umständen eingehen kann, sei es bei Erkrankungen der Hauptnebenniere oder bei der Ausrottung dieser gelegentlich von Thierversuchen, gar nicht in Betracht kommt, ist selbstverständlich.

Für die Auffassung, dass versprengte Nebennieren unter Ausschluss derjenigen, welche wir als in der Nähe des Hauptorgans gelegen bezeichneten, einen normalen Befund darstellen, sprechen folgende Thatsachen, die bisher zusammengefasst nicht beachtet wurden.

1. Stilling (97) fand ebenso wie Dostojewsky (23) und Canalis (17), dass beim Kaninchen versprengte Nebennieren gewöhnlich mikroskopisch klein vorhanden sind.

2. Auch bei andern Thieren ist dieser Befund keine Seltenheit.

3. Regaut (74) fand eine versprengte Nebenniere beim Kaninchen in der „Masse atipeuse conique“ am Hoden des Kaninchens, ein Befund, den ich zu bestätigen in der Lage bin.

4. Die Untersuchungsreihe über das Vorkommen versprengter Nebennieren Schmorl's (87) zeigte bei 92% aller untersuchten Leichen ein positives Ergebniss.

5. Dem kann ich hinzufügen, dass es mir nicht gelungen

ist, ein Ligamentum latum der Neugeborenen aufzufinden, indem eine versprengte Nebenniere nicht vorhanden gewesen wäre.

6. Nach den Befunden Michael's (57) scheint es beim Manne ebenso zu sein, man vergleiche auch Wiesel (114)[1]).

Diese Befunde beim Thier und beim Menschen lassen die Behauptung zu, dass das Vorkommen der versprengten Nebennieren nicht als Regelwidrigkeit, sondern als die Regel betrachtet werden muss. Die Grösse der versprengten Nebennieren wechselt allerdings sehr. Bewiesen wird hierdurch allerdings nicht, dass sie normale Gebilde darstellen, auch wurde dieses bisher von keiner Seite ausgesprochen.

Die Bestätigung dieser meiner Auffassung durch sorgfältige Untersuchung von Schnittreihen beim Thier und beim Menschen wäre eine dankenswerthe Aufgabe, die weittragende Folgen auf dem Gebiete physiologischer Arbeiten und bei der Beurtheilung von Krankheiten haben könnte, die wir in ursächlichen Zusammenhang mit der Nebenniere bringen.

III. Bau der versprengten Nebennieren.

Im Folgenden beziehen sich meine Auslassungen lediglich auf diejenigen versprengten Nebennieren, die wir im Körper unterhalb der Niere finden. Die in der Nähe des Hauptorgans gelegenen Nebennieren haben ihre besondere Entstehung. Diese werde ich daher auch gesondert besprechen.

Ausserordentlich wichtig für die physiologische Bedeutung der versprengten Nebennieren wäre es, die Frage zu beantworten, ob die versprengten Nebennieren nur Mark, nur Rinde oder beide Gewebe enthalten.

Die ersten Angaben über den feineren Bau der versprengten Nebennieren gehen dahin, dass sie Mark und Rinde besitzen sollen; Klebs (48) giebt an, dass nur die grösseren eine deutlich erkennbare Markschicht besitzen, die kleineren setzten sich nur aus Rinde zusammen. Weiler (109) glaubt an beide Möglichkeiten, Vorhandensein von Mark und Rinde, oder Rinde allein.

1) Wiesel fand in 76% beim Neugeborenen männlichen Geschlechts versprengte Nebennieren; sie werden als vom Hauptorgan abgesprengte aufgefasst. Oft fand er an der gesuchten Stelle nur Zellhaufen, die in Rückbildung begriffene Nebennieren darstellen sollen. (? der Verf.)

Marchand (54), Dagonet (21), Stilling (98), Roth (80) und Chiari (19) behaupten keine Marksubstanz gesehen zu haben. Die Angaben Schmorl's (87) sind zweifelhaft. Rossa (79) glaubt in seinem Falle I. den inneren Abschnitt als Markschicht deuten zu müssen.

Um die Frage beantworten zu können, müssen wir zunächst entscheiden, ob die versprengten Nebennieren, die wir beim Neugeborenen und Erwachsenen finden, als Organe aufgefasst werden dürfen, die ausgebildet sind oder nicht. Dieses ist deswegen unerlässlich, da bisher versprengte Nebennieren, die ihrem Aufbau nach aus ganz gleichartigen Geweben bestanden, als nur aus Rinde bestehend gedeutet wurden. Da alle Untersucher unter dem Einflusse der bisher allgemein geltenden Ansicht standen, dass die Markschicht aus Theilen des sympathischen Nervensystems entstehe, so war das ein sehr einleuchtender Gedankengang. Man sagte sich natürlicherweise, dass die versprengten Nebennieren, die man bis jetzt allgemein auf abgesprengte Theilchen des Hauptorgans zurückführte, nur Rinde liefern könnten, da niemals von einer versprengten Nebenniere eine Beziehung zum sympathischen Nervensystem nachgewiesen werden konnte. Dieser Deutungsweise kommt noch zu gute, dass unsere Kenntnisse über den Aufbau von Rinde und Mark sehr schwach sind.

Meine Untersuchungen werden zeigen, dass diese versprengten Nebennieren in ihrer Entstehung mit dem Hauptorgan gar keine Beziehungen haben, und dass die Unterschiede, die bisher im Bau versprengter Nebennieren gefunden wurden, auf verschiedenen Entwicklungsstufen der einzelnen kleinen Organe beruhen. Daher werde ich auf die Frage, ob die versprengten Nebennieren Mark besitzen oder nicht, später zurückkommen.

IV. Die versprengten Nebennieren des Ligamentum latum.

Da meine Untersuchungen sich auf die versprengten Nebennieren beziehen, die man im Ligamentum latum findet, so will ich kurz die bisherigen Befunde hierüber zusammenstellen.

Beschrieben wurden versprengte Nebennieren im Ligamentum latum von folgenden Forschern: Marchand (54) 8 Fälle, Chiari (19) 1 Fall, Dagonet (21) 1 Fall, Ulrich (102) 3 Fälle, Rossa (79) 1 Fall, Michael (57) 1 Fall, Gottschalk (29) 1 Fall, Gunkel (33) 1 Fall, Robert Meier (59) 7 Fälle.

Hierbei sind alle Fälle, welche im Verlaufe der Vena spermatica

in Beobachtung kamen, mit eingerechnet. Es sind also im Ganzen 24 Fälle, wenn man von den Fällen Beneke's (7) absieht, über die genauere Angaben fehlen. Beneke giebt an, dass er „wiederholt Versprengungen von Nebennierenkeimen längs der Vena spermatica interna bis ins Ligamentum latum, wie sie Marchand beschrieb, konstatiren konnte".

Von den 24 Fällen entfallen 3 auf Früchte von 3, 4 und 7 Monaten, 9 auf neugeborne Mädchen, 7 auf Kinder bis zu vier Jahren, 5 auf Erwachsene.

Aus dem Verhältniss der Häufigkeit, in der versprengte Nebennieren in den verschiedenen Lebensaltern gefunden werden, sind wir nicht berechtigt, irgend welche Schlüsse zu ziehen. Die Zahlen hängen ab von dem Material, das uns zur Verfügung steht. Da die versprengten Nebennieren vorzüglich das Interesse der Gynäkologen auf sich zogen, und diesen Leichen Neugeborner am häufigsten unter die Hände kommen, so darf es uns nicht verwundern, wenn die grössten Zahlenangaben über das Vorkommen versprengter Nebennieren auf Neugeborene fällt. Es darf auch nicht geleugnet werden, dass das Auffinden versprengter Nebennieren beim Erwachsenen grössere Schwierigkeiten bietet aus Gründen, die selbstverständlich sind.

Die Lagerung der versprengten Nebennieren im Ligamentum latum ist eine ganz bestimmte. Sie finden sich am freien Rande des Ligamentum latum in unmittelbarer Nähe des Eierstockes, in nächster Nähe des Venengeflechts, aus welchem die Vena spermatica hervorgeht. Die versprengten Nebennieren liegen zwischen den Blättern des Ligamentum latum, sie ragen mehr über die vordere Fläche als über die hintere hervor. Versprengte Nebennieren in dieser Lagerung wurden am häufigsten gefunden. Seltener fand man in gleicher Höhe wie die eben Beschriebenen im Ligamentum latum, aber weiter nach einwärts vom freien Rande gelegene.

In ganz seltenen Fällen lagen sie im Ligamentum suspensorium ovarii. Hervorgehoben zu werden verdient der Fall von Gunkel (33), der bei einem Hermaphroditen im rechten Ligamentum latum neben dem Ovarium ein an Gestalt und Grösse dem Hoden ähnliches Gebilde vorfand, das sich bei der mikroskopischen Untersuchung als versprengte Nebenniere darthat.

Sonst stimmen alle Befunde darin überein, dass die versprengten Nebennieren nur ganz kleine meist unter 3 mm Durchmesser messende Gebilde darstellen.

Rossa (79) berechnet aus der Literatur, dass das Vorkommen der versprengten Nebennieren auf der rechten und linken Seite des Körpers ein sehr ungleiches Zahlenverhältniss aufweise. Er findet sie häufiger links als rechts. Da Rossa die sogenannte „Verlagerung" der versprengten Nebennieren als Absprengungen von der Hauptnebenniere auffasst — in wieweit das berechtigt ist, werden wir später sehen — so fühlt er sich genöthigt, für die häufigere Versprengung auf die

linke Seite folgende Gründe anzuführen. Zunächst beruft er sich auf Gottschau's (30) Untersuchungen, nach denen eine innige Beziehung der Entwicklung der Nebennieren zu den venösen Gefässen bestände. Die Ungleichheit im Verlaufe der Venen soll nun auf die häufigere Verlagerung der Nebennieren in die linke Körperhälfte von Einfluss sein! Eine Stütze findet er in den Befunden Ecker's (25), Leydig's (52) und Braun's (14) bei den Reptilien! Endlich soll die Thatsache gestützt werden durch den Befund, dass die rechte Nebenniere höher liegt als die linke (Gottschau, Ecker, Braun), und bei Pferden und Rindern die linke Nebenniere länger sei als die rechte (Pfaundler-Stilling); auch die Thatsache, dass die Entwicklung der Geschlechtstheile nicht ganz gleichartig vor sich gehe, die linke Seite der rechten voraus sei, erkläre das häufigere Vorkommen der versprengten Nebenniere auf der linken Seite.

Die Zahlenzusammenstellung über die versprengten Nebennieren des Mannes berücksichtigte Rossa nicht. Es ist ihm eine Arbeit von Michael entgangen, nach der bei Männern das Verhältniss der rechts vorkommenden versprengten Nebennieren zu denen der linken Seite sich wie 6:1 verhält. Auch die von Chiari (19) und Dagonet (21) mitgetheilten Fälle sassen alle auf der rechten Seite.

Es handelte sich also wohl nur um einen Zufall, den Rossa (79) zu erklären suchte, der aber berichtigt werden musste.

Ueber den feineren Bau der versprengten Nebennieren liegen ausgedehnte Untersuchungen vor, doch ist es diesen ebensowenig wie den Untersuchungen über den feineren Bau der Nebennieren selbst gelungen, ein abgeschlossenes Bild zu geben. Ich unterlasse es daher auf sie näher einzugehen, da, wie erwähnt, die Entwicklungsstufe der Zellformen und ihres Inhalts noch keine Handhabe darbieten, auf Grund deren irgend welche Folgerungen berechtigt wären. Es mögen daher einige allgemeine Bemerkungen genügen. Man fand in der grössten Mehrzahl der Fälle, dass die versprengten Nebennieren des Ligamentum latum einem Aste der Vena spermatica wie eine Beere dem Stiel (Marchand) aufsitzen. In der Mitte des kleinen Organs bildet die Vene einen Sack, von dem aus strahlenförmig gerichtet feinste Gefässe ausgehen, die das Zellgewebe in annähernd speichenförmig gestellte Stränge theilt. Selten fand sich (Rossa) eine Art Rindenschicht, die aus kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Bindegewebszüge, die aus der Kapsel stammen, treten in diese ein. Gelegentlich der Beschreibung meiner Befunde werde ich auf die Anordnung der Zellstränge und auf die Bedeutung der Rinde und des Markes näher eingehen.

V. Die Entstehung der versprengten Nebennieren im Lichte der heutigen Anschauung.

Ueber die Entstehung der versprengten Nebennieren liegen mehrfache Deutungen vor, die dem jeweiligen Standpunkte der

Entwicklungsgeschichte der Nebennieren angepasst sind. Alle Beobachter gehen von dem Grundsatz aus, dass die versprengten Nebennieren in ihrem ersten Entstehen als abgeschnürte Zellmassen der ursprünglichen Nebennierenanlage aufzufassen seien. In späterer Entwicklungszeit sollen dann die versprengten Zellmassen in den der Nebenniere benachbarten Körpertheilen selbstständig ein Gebilde zweiter Ordnung erzeugen. Für diejenigen versprengten Nebennieren, welche in der Nähe des Hauptorgans gefunden werden, kann diese Erklärungsweise wohl begriffen werden. Auch von anderen Organen des thierischen und menschlichen Körpers konnte Aehnliches beobachtet werden (Nebenmilz u. s. w.). Wie aber versprengte Zellmassen aus der Gegend der Nebennieren weit fortgeschleppt werden sollten, in das Ligamentum latum, ja sogar in die Gegend des Hodens, das schien doch nicht so leicht verständlich. Immerhin bot der Descensus testiculorum einen Anhaltspunkt zu einer Erklärung derartiger Verlagerung. Marchand (54) weist auf die Thatsache hin, dass man die versprengten Nebennieren stets in Verbindung mit venösen Gefässen findet, im besonderen in seinen Fällen mit dem Plexus spermaticus, und sagt, gestützt auf die Ergebnisse der Arbeiten von Braun (14) und Stannius (95), folgendes: „Diese vergleichend anatomische Thatsache (Beziehung von Nebennieren zu den venösen Gefässen bei verschiedenen Thierklassen) bildet gewissermaassen eine Analogie mit dem uns vorliegenden Fall beim Menschen, aber wir brauchen gar nicht soweit zurückzugreifen, um jene abnorme Lagerung zu erklären, noch beim menschlichen Embryo vom zweiten bis dritten Monat liegt die Nebenniere in so unmittelbarer Nähe der Vena cava (respective Vena cardinalis), sowie der Vena renalis, also auch der in diese oder erstere einmündenden Vena spermatica interna, dass es sich nur um frühzeitige Abschnürung einer Zellgruppe zu handeln braucht, welche dann in dauernder Verbindung mit der Wandung eines der genannten Gefässe bleibt. Während der abgeschnürte Theil ursprünglich in unmittelbarer Nähe des Hauptorgans liegt, wird derselbe durch den Descensus der Geschlechtsdrüsen und die dadurch bedingte Verlagerung der Vena spermatica interna nach abwärts gezogen, wie der oben beschriebene Fall V. am besten zu illustriren geeignet ist.“ Es handelt sich um eine Frucht im 5. Monat, bei dem die versprengte Nebenniere unterhalb des

unteren Pols der Niere neben der rechten Vena spermatica retroperitoneal gefunden wurde.

Die späteren Veröffentlichungen versprengter Nebennieren bieten über ihre Entstehung grundsätzlich nichts Neues. Chiari (19) und Dagonet (21) berücksichtigen die Janosik'sche (46) Auffassung über die Entwicklung der Nebennieren vom Leibeshöhlenepithel. Rossa (33) hält eine Beziehung der versprengten Nebennieren zu Venen für keine nothwendige Bedingung. Er konnte versprengte Nebennieren ohne eine derartige Beziehung finden, auch war zu der Zeit, als Rossa seine Abhandlung schrieb, der Standpunkt über die Entwicklung der Nebennieren derartig, dass eine Beziehung zu den Venen nicht für das Verständniss der Entstehung und Verlagerung der versprengten Nebennieren durchaus nothwendig war.

Alle bisherigen Beobachter stimmen in der Erklärung der Verlagerung versprengter Nebennieren bis in die Gegend des Ligamentum latum und des Hodens darin überein, dass der Descensus testiculorum mit seinen Folgezuständen, Verschiebungen von Bindegewebe und Gefässen die treibende Kraft sei.

Es gilt also heute für die versprengten Nebennieren folgender Satz: Die versprengten Nebennieren sind aufzufassen als Abkömmlinge des Hauptorgans, ihre Verlagerung erklärt sich durch den Descensus testiculorum.

Eigene Befunde.

Im Gegensatz zu den Forschern, welche die Verlagerung der vom Hauptorgan abgesprengten Nebennierenkeime durch den Descensus testiculorum erklären, möchte ich bemerken, dass dieser bei eingehenden Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtstheile und ihrer späteren örtlichen Veränderungen die Verlagerung versprengter Nebennieren durchaus nicht zu erklären geeignet ist. Bedenkt man, dass schon in sehr jugendlicher Zeit die Nebennieren ein nach allen Richtungen hin durch eine bindegewebige Kapsel begrenztes Organ darstellen, dass ferner die Nieren zu dieser Zeit weit entfernt von den Nebennieren am Schwanze des Wolff'schen Ganges sich anlegen, um dann allmählich kopfwärts vorzurücken, so geht daraus hervor, dass in der Frucht wenn der Ausdruck gestattet ist, die Wachsthumsrichtung vom Schwanzende dem Kopf zu stattfindet. Es werden also die Nebennieren, die sich allerdings in der Nähe der Urniere zwischen Wolff'schem Körper und Aorta anlegen,

durch die von unten nach oben wachsende Niere von dem Wolff-schen Körper getrennt. In der Zeit, in welcher wir dieses vollendet vorfinden, ist die Nebenniere schon ein ansehnlicher Körper. Erst in weit späterer Zeit erfolgt der Descensus testiculorum. Ovarium, Epoophoron und Paroophoron hängen dann mit der Leibeswand nur durch ein schmales Bändchen zusammen.

Es spricht ferner gegen die Auffassung, dass abgesprengte Theilchen der Nebennieren durch den Descensus testiculorum erklärt würden, die Thatsache, dass am häufigsten die versprengten Nebennieren im Ligamentum latum und in der Nähe des Hodens aufgefunden werden, also weit entfernt vom Hauptorgan. Würde die bisher geltende Ansicht der Wirklichkeit entsprechen, so müssten wir naturgemäss am häufigsten die versprengten Nebennieren retroperitoneal im grossen Becken finden, nicht aber im kleinen.

Für die Möglichkeit, dass die versprengten Nebennieren selbständige Bildungen darstellen, die von der Nebenniere selbst vollständig unabhängig sind, schien mir der Befund zu sprechen, dass man die versprengten Nebennieren an ganz bestimmten Punkten des Körpers am häufigsten vorfindet. Es ist dieses eben das Ligamentum latum, entsprechend dem Epoophoron und Paraophoron beim weiblichen Geschlecht, die Nähe des Hodens und des Samenstranges beim männlichen Geschlecht.

Dieses zu beweisen habe ich mir zur Aufgabe gesetzt.

Dabei möchte ich nicht leugnen, dass Absprengungen von Theilen der Nebennieren sowohl während der ersten Anlage als auch noch später beim Erwachsenen vorkommen können. Es ist dieses sogar als sicher erwiesen zu betrachten. Erklärt wird dieses in der Literatur auf verschiedene Weise [Segmentation und Propulsion, Dagonet (21)].

So entstanden sind zweifellos die versprengten Nebennieren, die wir in der Nähe des Hauptorgans, in der Nebennierenkapsel, in der Nebenniere selbst, in der Niere, unter der Nierenkapsel und im Gewebe des rechten Leberlappens finden.

Die versprengten Nebennieren aber, welche im Ligamentum latum und in der Nähe des Hodens in allen Fällen gefunden werden, sobald die Untersuchungen auf Schnittreihen fussen, sind als selbständig entstandene Organe zu betrachten, deren Lagerung und Dasein nicht einem Zufall zu verdanken ist. Bei ver-

sprengten Nebennieren, die retroperitoneal in der Nähe der Nebenniere selbst und schwanzwärts aufgefunden werden, wird man wohl in der Lage sein, im einzelnen Falle Zweifel über die Entstehung des Gebildes zu haben. Es sind diese Fälle aber überhaupt sehr selten.

Mit meiner Auffassung über die Entstehung versprengter Nebennieren deckt sich die Thatsache vollständig, dass man diese Organe am häufigsten im kleinen Becken und nicht im grossen vorfindet.

Das Ergebniss meiner Untersuchungen führt dahin, dass versprengte Nebennieren aus zwei sich rückbildenden Gebilden entstehen, nämlich aus dem Paroophoron und aus dem Epoophoron.

Ueber das Einzelne sollen meine Befunde selbst reden. Das Material zu diesen Untersuchungen lieferte mir die hiesige Entbindungsanstalt. Die Verstorbenen, neugeborene Mädchen, secirte ich in jedem Falle eine halbe Stunde nach dem Tode. So verfügte ich über denkbar gut erhaltenen Untersuchungsstoff.

Zunächst fahndete ich nach versprengten Nebennieren im breiten Mutterbande, die mit blossem Auge wahrgenommen werden konnten. Es gelang mir sehr bald drei Fälle zu erhalten. Es handelte sich in diesen drei Fällen um kleine leicht gelblich schimmernde Knötchen, die am Rande des breiten Mutterbandes sichtbar waren. Sie wölbten sich nach der vorderen Seite etwas stärker vor als nach hinten. Das grösste aufgefundene Knötchen hatte einen grössten Durchmesser von 1,2 mm. Die beiden andern Fälle zeigten etwas kleinere Gebilde, 0,9 mm. Die Knötchen sind nicht kugelig, sondern zeigten die Form einer Bohne. Es handelt sich also um Fälle der zuerst von Marchand (54) beschriebenen „accessorischen Nebennieren". In einem Falle konnte ausser dem randständigen noch ein weiteres kleines Knötchen derselben Art gefunden werden, das im breiten Mutterbande in der gleichen Höhe wie die vorbeschriebenen, nur mehr der Mittellinie zu gelegen war.

Jedesmal konnte wahrgenommen werden, dass eine Vene in das Gebilde eintrat, die in der Mitte des Gebildes sich zu einem bläschenförmigen Blutraum erweitert. Von diesem gehen eine grosse Anzahl feinster Capillaren aus, die speichenartig gestellt es durchziehen. Zwischen den Capillaren liegen Zellstränge, die unmittelbar dem Gefässendothel anliegen, ohne dass Binde-

gewebe nachweisbar wäre. Man findet in einzelnen Fällen die versprengten Nebennieren nur in dieser Art aufgebaut. Stets fand sich eine ziemlich breite bindegewebige Kapsel. In andern Fällen setzt sich das Gebilde deutlich aus zwei Schichten zusammen, einer inneren Schicht, die ihrem Aufbau nach sich ebenso verhält, wie der eben beschriebene Aufbau einer versprengten Nebenniere und einer nach aussen von dieser gelegenen Schicht, die bedeutend schmäler ist. In dieser Schicht, die aus kleineren gleich grossen Zellen zusammengesetzt ist, finden sich Bindegewebszüge, die die Zellen in einzelne Haufen sondern. Das Bindegewebe hängt mit der bindegewebigen Kapsel zusammen. Die Züge vom Bindegewebe sind strahlenförmig gestellt, der Kapsel zu faserreicher als in der Nähe der inneren Schicht. An der Grenze zwischen der äussern und innern Schicht verlaufen auch parallel zur Oberfläche gestellte feinste Bindegswebsfasern.

Die Capillaren reichen nicht bis in die äussere Schicht hinein, was ich im Gegensatz zu andern Mittheilungen hervorheben möchte. Die äussere Schicht ist von Gefässen versorgt, die in der Kapsel verlaufen. Man trifft auch versprengte Nebennieren, bei denen die Rindenschicht noch nicht in der Weise ausgeprägt ist, wie ich es eben schilderte. In diesen Fällen ist der Unterschied zwischen einer äussern und einer innern Schicht nicht so scharf ausgeprägt. Man sieht dann an einzelnen Stellen nahe der Kapsel die Zellen dichter an einander gelagert mit dazwischen tretenden Bindegewebszügen, an andern Stellen reichen speichenförmig gestellte Zellstränge der innern Schicht bis nahe an die Kapsel.

Es handelt sich hier um die Bildung der Rindenschicht. Sie erfolgt in der Weise, dass die Zellen protoplasmaärmer werden, sich dicht aneinander lagern und Bindegewebe aus der Kapsel zwischen die Zellhaufen eintritt.

In der innern Schicht bemerkt man bei grösseren Gebilden ausser der in der Mitte gelegenen Erweiterung der Centralvene entsprechend der länglichen Gestalt des Gebildes noch einen oder mehrere Bluträume. Diese stehen dann durch Capillaren unter einander in Verbindung, alle betheiligen sich an der Lieferung speichenförmig gestellter Capillaren.

An der Hand dieses Aufbaues sind wir in der Lage mit

aller Bestimmtheit die Knötchen als versprengte Nebennieren zu bezeichnen.

Bei genauer Durchsicht der Schnittreihen konnte ich einen Befund machen, der sehr auffallend war. Es gelang mir in zwei Fällen einen vom Epoophoron ausgehenden Gang zu sehen, der bis dicht an die Kapsel der versprengten Nebennieren zu verfolgen war. Es war diese Lagerung eines Kanals, der dem Epoophoron angehörte, ein Befund, der sich ohne weiteres nicht erklären liess. Die Querkanälchen des Wolff'schen Ganges, die beim Weibe das Epoophoron bilden, liegen nur zwischen Tube und Ovarium. Es konnte mit Sicherheit festgestellt werden, dass es sich nicht um den Wolff'schen Gang handelte; dieser verlief parallel zur Tube dem Paraophoron zu. Es lag also in den beiden Beobachtungen der Fall vor, dass ein Querkanälchen des Wolff'schen Ganges aus dem Epoophoron ganz regelwidrig seine Richtung zum Rande des breiten Mutterbandes nahm, um an der Kapsel einer hier liegenden versprengten Nebenniere blind zu endigen.

Ein weiterer Fall, den ich in Reihenschnitte zerlegte, sollte diesen merkwürdigen Befund erklären und beweisen, dass der in den früheren Fällen gemachte Befund der Verlagerung eines Querkanälchens nach der Richtung der versprengten Nebenniere kein Zufall war. Wie in allen Fällen, so wurde auch hier das Ligamentum latum der Längsrichtung nach geschnitten. Die hierbei gefundenen Verhältnisse sind in Abbild. 22 zusammengetragen, indem der Verlauf des Querkanälchens aus fünfzehn Schnitten auf eine Ebene geworfen gedacht werden muss. Das Bild stellt einen Längsschnitt durch den oberen Theil des breiten Mutterbandes dar. Zwischen Tube und Ovarium verlaufen die Kanäle des Epoophorons. Von diesen schwenkt ein Kanal nach abwärts in das Ligamentum latum. Hier sehen wir zwischen den beiden Blättern des breiten Mutterbandes eine versprengte Nebenniere in der sie kennzeichnenden Lagerung. Die Centralvene bohrt sich in das Gebilde hinein, um in der Mitte einen Blutraum zu bilden. Zugleich mit der Centralvene beobachten wir, dass auch das Kanälchen des Epoophoron in die Marchand'sche Nebenniere eintritt, um an der entgegengesetzten Seite gegenüber dem Eintritt der Centralvene die Nebenniere wieder zu verlassen und von dieser Seite her zum Epoophoron zurückzukehren.

Während in den ersten untersuchten Fällen die gesammte innere Schicht einen gleichmässigen Bau in der beschriebenen Weise zeigt, und aussen von dieser eine kleinzellige bindegewebhaltige Rindenschicht zu finden war, liegen in dem jetzigen Falle die Verhältnisse anders geartet. Das Querkanälchen, das wir seinen Weg durch die Marchand'schen Nebennieren nehmen sehen, ist von einer kräftigen Ringfaserschicht umgeben. Auf diese folgt eine weitere Schicht von Bindegewebe, das die Fortsetzung der Kapsel der Marchand'schen Nebenniere bildet; sie hat daher die gleiche Richtung in der Anordnung der Bindegewebszellen wie der Verlauf des Kanälchens. Ausserdem stülpt sich mit dem Eintritt des Kanälchens in das Gebilde die Rindenschicht mit ein und begleitet das Kanälchen auf dem ganzen Wege durch das Gebilde.

Auf einem Schnitt, der durch die Mitte des Gebildes geht, treffen wir also folgende Schichten auf der Seite der Centralvenen: I. Rindenschicht, II. innere Schicht, III. Rindenschicht, IV. längsverlaufende Bindegewebsschicht, V. ringförmig verlaufende Bindegewebsschicht, VI. Kanälchen, VII. ringförmig verlaufende Bindegewebsschicht, VIII. längsverlaufende Bindegewebsschicht, IX. Centralvene, X. innere Schicht, XI. Rindenschicht.

Wir finden also an keiner Stelle irgend einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen dem Epithel des Kanälchens mit der Marchand'schen Nebenniere. An allen Stellen ist das Kanälchen durch eine doppelte Schicht von Bindegewebe von der Zellmasse der Marchand'schen Nebenniere getrennt. Es ist demnach der sich unwillkürlich aufdrängende Gedanke an einen Zusammenhang zwischen der Marchand'schen Nebenniere und diesem Kanälchen des Epoophoron in Bezug auf die Entstehung des Organs mit Sicherheit von der Hand zu weisen. Dagegen bin ich berechtigt, mit aller Bestimmtheit zu behaupten, dass dieses Organ im Epoophoron entstanden sein muss. Erst in späterer Zeit hat sich das Gebilde zwischen den Blättern des breiten Mutterbandes gesenkt und hat das Querkanälchen aus seiner einstigen Lagerung im Epoophoron mit in die Tiefe gezogen. In seiner Enwicklung hat es das Querkanälchen umschlossen, sodass das Gebilde jetzt wie eine Perle auf der Schnur hängt.

So dürfte sich auch der Befund in den beiden vorher be-

schriebenen Fällen einer Verlagerung eines Querkanälchens des Wolff'schen Ganges in die Nähe der Marchand'schen Nebenniere erklären.

Es wären also die Marchand'schen Nebennieren am freien Rande des Mutterbandes auf das Epoophoron zurückzuführen.

Ich ging daher darauf aus, bei menschlichen Früchten die erste Anlage der Marchand'schen Nebennieren im Epoophoron aufzufinden. Die mir zur Verfügung stehende Reihe von menschlichen Früchten bis zu einer Länge von 25 mm lieferte kein Ergebniss. Dagegen gelang es mir bei einer Frucht von zehn Wochen die erste Anlage der Marchand'schen Nebenniere im Epoophoron zu finden.

Die Frucht gewann ich bei Ausräumung einer Fehlgeburt. Die Frucht war völlig frisch.

Im Epoophoron dieser Frucht konnte ich zwei Bildungen beobachten, die ich mir nach unseren bisherigen Erfahrungen über die Entwicklung der Geschlechtstheile nicht erklären konnte. Meines Wissens ist in der Litteratur ein derartiger Befund noch nicht verzeichnet.

Es handelt sich um kugelige Körperchen, deren Durchmesser etwa dem vierten Theil des Epoophorons der angegebenen Entwicklungsstufe entsprechen. Die Gebilde haben annähernd dieselbe Grösse. Je ein solches Körperchen sass im linken und rechten Epoophoron, in seinem schwanzwärts gerichteten Endtheil.

Wie bekannt, entstehen bei der Rückbildung des Wolff-schen Körpers zwei Abschnitte in gleicher Weise beim Mädchen und beim Knaben. In der uns vorliegenden Entwicklungsstufe in der zehnten Woche zeigen diese beiden Abschnitte bei beiden Geschlechtern die gleichen Verhältnisse. Nur der Wolff'sche und der Müller'sche Gang lassen schon Unterschiede für die beiden Geschlechter erkennen. Während beim weiblichen Geschlecht der Müller'sche Gang in seiner Entwicklung den Wolff'schen Gang übertrifft, ist beim männlichen Geschlecht das umgekehrte Verhalten der Fall. Hier zeigt der Müller'sche Gang deutliche Zeichen der Rückbildung, die etwa an der Grenze zwischen unterem und mittlerem Drittel einsetzend nach beiden Seiten vorwärts schreitet. Die Entscheidung, ob es sich um eine männliche oder weibliche Frucht handelt, ist in beiden Fällen mit Sicherheit aus dem Baue der Geschlechtsdrüse zu treffen.

Die beiden Abschnitte aber, welche der Wolff'sche Körper liefert, zeigen in diesem Alter für beide Geschlechter dieselben Verhältnisse. Der kopfwärts gelegene Theil der Urniere, das Epoophoron, zeigt in dieser Altersstufe keine Glomeruli mehr, es ist schwanzwärts gegen das Paroophoron deutlich abgegrenzt. Der untere Abschnitt der Urniere, das Paroophoron zeigt noch wohl erhaltene Malpighi'sche Körperchen. Das Kopfende des Paroophorons und das Schwanzende des Epoophorons decken sich in dieser Zeit noch zum Theil, sodass auf Querschnitten beide Gebilde in die Gesichtsebene fallen. In diesem mittleren Theile des in Rückbildung begriffenen Wolff'schen Körpers ist der Ort, wo die Marchand'schen Nebennieren des Epoophorons angelegt werden.

Da der Untersuchungsstoff für diese Untersuchungen in frischem, brauchbarem Zustande äusserst schwer erhältlich ist, so bin ich leider nicht im Stande, die allererste Anlage der Marchand'schen Nebenniere im Epoophoron vorzuführen, doch sind meine Befunde derart, dass die Thatsache, die Marchand'schen Nebennieren entständen selbständig in später Zeit der Entwicklung aus den sich rückbildenden Querkanälchen des Wolff'schen Ganges, sicher gestellt sein dürfte.

Abbild. 23 zeigt einen Querschnitt durch den rechten Wolff'schen Körper der angegebenen Altersstufe. Das Paroophoron beginnt einige Schnitte tiefer. Man gewahrt an der hinteren Wand des Epoophoron den Querschnitt einer kleinen rundlichen Geschwulst. Sie liegt innerhalb des Leibeshöhlenepithels und ist von einer Kapsel umgeben. Sie ist zusammengesetzt aus grossen Zellen, die jugendlich gebildet sind. Die Zellen der mittleren Schicht sind grosskerniger und protoplasmareicher. die randständigen Zellen sind von wenig geringerer Grösse. Zu der ringförmig das Gebilde umgebenden Kapsel ziehen spärliche annähernd radiär gestellte Bindegewedszellen in den Körper. Wie aus der Lagerung im Epoophoron ersichtlich, liegt das kleine Gebilde an der Innenseite des Epoophoron, also entsprechend dem Ende der Querkanälchen. Es liegt schräg im Epoophoron, man trifft es daher einige Schnitte tiefer auf seiner vorderen Seite.

Abbild. 24 stellt einen Querschnitt durch dasselbe Gebilde etwas tiefer dar. Die Abbildung zeigt das Epoophoron nahe seinem Schwanzende getroffen, das Kopfende des Paroophoron (*Pa*) fällt mit in den Schnitt. Die Marchand'sche Nebenniere liegt wiederum medial im Epoophoron und wölbt das Leibeshöhlenepithel der Keimdrüse zu vor. Der Aufbau des Gebildes entspricht in allen Einzelheiten dem vorbeschriebenen Querschnitt. Innerhalb seiner Kapsel liegt an der inneren

Seite der Querschnitt eines Kanälchens in ihm selbst. Man kann in der Schnittreihe lückenlos verfolgen, wie ein Querkanälchen des Wolff-schen Ganges in die Kapsel des Gebildes eintritt, um hier blind zu endigen.

Man sieht hier also, dass eine auf frühester Stufe stehende Marchand'sche Nebenniere in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Querkanälchen des Wolff'schen Ganges steht.

Abbild. 25 zeigt den dritten weiter schwanzwärts gelegenen Schnitt. Hier ist das Schwanzende des Epoophoron und das Kopfende des Paroophoron mit seinem Malpighischen Körperchen sichtbar. Man gewahrt den unteren Pol der Marchand'schen Nebenniere der vorigen Zeichnung. Es sind also die Malpighi'schen Körperchen in dieser Entwicklungszeit im Paroophoron noch erhalten, im Epoophoron nicht.

Ich habe es bisher als selbstverständlich hingestellt, dass diese kleinen Gebilde des Epoophorons in Entwicklung begriffene Nebennieren darstellen. Dieses wäre noch zu beweisen.

Es geht dies mit Sicherheit aus folgenden Punkten hervor:

I. Wir fanden, dass die versprengten Nebennieren am Rande des Ligamentum latum beim Neugeborenen von einem Querkanälchen des Epoophoron begleitet waren, in einem Falle wurde die Nebenniere sogar von einem Querkanälchen des Epoophoron vollkommen durchbohrt, es hing die Nebenniere wie eine Perle an der Schnur. Es mussten also diese Nebennieren des Neugeborenen aus dem Epoophoron stammen.

II. Es ist bisher das Vorkommen derartiger Gebilde im Epoophoron der Frucht unbekannt gewesen. Eine andere Möglichkeit der Deutung kann überhaupt nicht Platz greifen, da von keinem andern Gebilde das Vorkommen in dieser Körpergegend bekannt ist. Es könnte sich höchstens ausser um Nebennieren noch um Lymphdrüsen handeln, doch wäre das Vorkommen von Lymphdrüsen im Epoophoron noch weniger verständlich, und dieses erst zu beweisen. Gegen eine Lymphdrüsendeutung spricht die Verbindung mit Querkanälchen des Wolff'schen Ganges.

III. Die kleinen Gebilde zeigen die gleichen Verhältnisse im Aufbau wie die Nebenniere selbst in jugendlicher Entwicklungsstufe. Wenn wir es auch bei der Nebenniere kurz nach ihrer Anlage ebenso wie hier mit Zellen zu thun haben, die einen durchaus einfachen jugendlichen Bau aufweisen, so sind die einzelnen Zellen, die die Nebennierenanlage zusammensetzen, bald an Grösse sehr verschieden, ein Verhalten, was auch in den frag-

lichen Gebilden des Epoophoron wiederkehrt. Auch im Aufbaue des Kerngerüstes finden wir vollkommene Uebereinstimmung.

Wir sind also auf Grund dieser Befunde berechtigt zu behaupten, dass diejenigen Nebennieren, die am freien Rande des breiten Mutterbandes aufgefunden werden, selbständig im Epoophoron zur Zeit seiner Rückbildung entstehen und in keinem ursächlichen Zusammenhang mit dem Gebilde des Menschen stehen, das wir gemeinhin als Nebenniere bezeichnen.

Ausser diesen Nebennieren am freien Rande des breiten Mutterbandes finden wir, wie erwähnt, in weit selteneren Fällen Nebennieren an einer andern Stelle des breiten Mutterbandes. Alle Befunde in dieser Richtung beziehen sich auf die ersten Lebensalter des Weibes und Neugeborener. Es wird gewöhnlich angegeben, dass die versprengte Nebenniere etwas nach innen vom freien Rande des breiten Mutterbandes in der Höhe des unteren Randes des Ovarium gefunden werde.

Es gelang mir nur einmal eine derartig gelagerte Nebenniere mit dem blossen Auge zu erkennen.

Bekanntlich verläuft der Wolff'sche Gang im breiten Mutterbande nahezu parallel der Tube, um dem Uterus zu sich von ihr zu entfernen und in die Muskulatur des Uterus einzutreten. Nahe dem Rande des breiten Mutterbandes finden wir beim Neugeborenen Querkanälchen des Wolff'schen Ganges die wir als Epoophoron bezeichnen. Näher der Gebärmutter zu tritt eine zweite Gruppe von Querkanälchen auf, das Paroophoron.

Ebenso nun wie ich die Nebenniere am freien Rande des breiten Mutterbandes von einem Kanälchen begleitet sah, das dem Epoophoron entstammt, konnte ich in dem oben bezeichneten Falle ein Querkanälchen des Paroophorons an die Nebenniere herangehen sehen, die nach innen vom freien Rande des breiten Mutterbandes gefunden wurde.

Es musste sofort daran gedacht werden, dass die Nebennieren des breiten Mutterbandes, die nicht an seinem freien Rande wahrgenommen werden, möglicherweise auf das Paroophoron zurückzuführen seien. Ich zerlegte daher das breite Mutterband neugeborener Mädchen in Schnittreihen, und es gelang mir siebenmal im Paroophoron Gebilde aufzufinden, die nur als frühe Entwicklungsstufen von Nebennieren aufgefasst werden können.

Untersucht man das Paroophoron neugeborener Mädchen, so

findet man in nicht seltenen Fällen noch einzelne Glomeruli in verkümmerter Form. Wenn wir also annehmen, dass entsprechend unseren Befunden am Epoophoron aus den sich rückbildenden Querkanälchen des Wolff'schen Ganges auch im Paroophoron Nebennieren erzeugt werden, so ist es selbstverständlich, dass diese im Paroophoron erst in weit späterer Zeit auftreten können, da das Paroophoron sich viel später erst gegen Ende der Reife der Frucht rückbildet. Nun ist es auch erklärlich, dass Nebennieren des breiten Mutterbandes, die aus dem Paroophoron entstehen, also auch nicht am freien Rande des Mutterbandes liegen, in so viel selteneren Fällen aufgefunden wurden als Nebennieren, die in der ersten Hälfte des Gebärmutterlebens im Epoophoron entstanden waren und zur Zeit der Geburt mit dem blossen Auge erkannt werden können.

Was den Bau dieser siebenmal von mir beobachteten Körperchen des Paroophoron anlangt, so bestehen die kleinsten aus einfach gebauten Zellen von embryonalem Charakter. Ich konnte nachweisen, dass stets ein Querkanälchen des Wolff'schen Ganges in dem Gebilde oder in dessen unmittelbarer Umgebung endigt. Stets fand sich eine bindegewebige Kapsel um die Zellmasse.

Abbild. 26 zeigt ein solches Körperchen. Es besteht aus einem Haufen gleichartiger Zellen, der von Bindegewebe umgeben ist. Das breite Bindegewebe schliesst das Ende eines Querkanälchens des Wolff-schen Ganges ein. In Fällen, in denen diese kleinsten Gebilde fehlen, konnte ich am Ende eines solchen Kanals wahrnehmen, dass unter Verlust des Hohlraumes eine Zellvermehrung stattfindet, was zweifellos durch das Auftreten von Kerntheilungsbildern bewiesen wird, ein Befund, der in einem sich rückbildenden Zellhaufen nicht denkbar ist.

In wie weit der rückgebildete Glomerulus des Querkanälchens sich am Aufbau dieser Körperchen betheiligt, lässt sich nicht entscheiden. Ohne die Zwischenstufen zu grösseren und immer grösseren solchen Gebilden des Paroophorons würde ich ein solch kleines Gebilde, wie es Abbild. 26 darstellt, übergangen und als kolbige Anschwellung des Endes eines Querkanälchens oder als Rest eines Malpighi'schen Körperchens gedeutet haben.

Abbild. 27 stellt ein ähnliches Gebilde von etwas grösserem Umfang dar. Man gewahrt auch hier wieder die Querkanälchen des Paroophoron sowie eine Vene, die sich dicht der Neubildung anlegt. Im Aufbau dieser Gebilde des Paroophorons im Gegensatz zu denen des Epoophorons findet sich das Bindegewebe etwas deutlicher ausgeprägt, ein Umstand, der wohl dadurch zu erklären ist, dass in der Zeit der

Entwicklung dieser Gebilde in der letzten Zeit der Schwangerschaft das Bindegewebe der Frucht überhaupt deutlich gekennzeichnet ist, während bei der Frucht von zehn Wochen auch die Bindegewebszellen noch ein jugendlicheres Aussehen zeigen.

Ich stehe nicht an, diese Gebilde als die ersten Anlagen einer Marchand'schen Nebenniere des Paroophoron anzusehen, nachdem es mit Leichtigkeit gelingt an immer grösseren Körperchen zu sehen, wie die Zellen, speichenförmig sich ordnend, den grösseren gefundenen Gebilden das den Nebennieren eigenthümliche Gefüge verleihen.

Es sei erwähnt, dass Rossa ein Gebilde dieser Art zufällig in einer Schnittreihe fand und richtig deutete.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass aus den sich rückbildenden Querkanälchen des Paroophoron ebenfalls Marchand-sche Nebennieren sich bilden, deren Entstehen entsprechend der späteren Rückbildung des Paroophoron selbst in eine spätere Zeit fällt, als die Bildung der Nebennieren des Epoophoron. Entwickeln sie sich soweit, dass sie dem blossen Auge erkennbar sind, so liegen sie nicht am freien Rande des breiten Mutterbandes, sondern etwas nach innen von ihm.

Es lässt sich nicht bezweifeln, dass bei genauer Untersuchung des männlichen Geschlechts die gleichen Verhältnisse aufgefunden werden, wie ich sie für das weibliche Geschlecht geschildert habe. Es liegen schon bis jetzt eine Reihe von Mittheilungen über aufgefundene Nebennieren am Plexus pampiniformis des Hodens, zwischen Hoden und Nebenhoden, im Corpus Highmori des Hodens und längs des Samenstranges vor, D'Ajutolo (1), Dagonet (21), Chiari (19), Lubarsch (53), Roth (80), Michael (57), Schmorl (87), Ulrich (102), Wiesel (114).

Michael (57) und Wiesel gelang es bei einer verhältnissmässig geringen Zahl von Leichenöffnungen Erwachsener (die Zahl wird nicht genau angegeben) häufig Nebennieren in der Nähe des Samenstranges zu finden.

Alles dieses sowie die Lagerung beim Manne deutet darauf hin, dass auch diese Nebennieren aus der Epidydimis und der Paradydimis entstanden sind. Wir haben es ganz sicher mit einem normalen Organ des Menschen zu thun. Dass dasselbe das ganze Leben hindurch erhalten bleibt, scheint wahrscheinlich, müsste aber auf Grund einer grösseren Untersuchungsreihe sicher-

gestellt werden. Dass die Anlage der Nebennieren im Epoophoron und im Paroophoron zeitlich weit auseinander liegen, entspricht völlig dem Vorgange der Anlage der Suprarenalorgane niederer Wirbelthiere. Bei Selachiern ist das Gebilde im Kopftheil in der Entwicklung dem Schwanztheil voraus, entsprechend der etwas früheren Anlage.

Das mehrfache Auftreten (Epoophoron und Paroophoron) zeigt eine Erinnerung an die frühere abschnittweise stattgefundene Entstehung.

Es wäre nunmehr die Frage zu entscheiden, ob die Marchand'schen Nebennieren Mark und Rinde besitzen, oder nur aus Rinde bestehen, was häufig bisher behauptet wird.

Beschäftigt man sich mit der Entwicklung der Nebenniere etwa von der Zeit der sechsten Woche der Frucht bis zu dem Kinde von einigen Jahren, so beobachtet man, dass die Nebenniere in jugendlicher Zeit von einer gleichartigen Zellmasse gebildet wird, die nach allen Seiten auch nach dem benachbarten sympathischen Ganglion hin durch eine Kapsel gesondert ist.

Ganz langsam geht nun diese nach allen Seiten hin abgeschlossene Nebennierenanlage Veränderungen ein, indem die Zellen verschiedenen Charakter annehmen, von der Kapsel aus Bindegewebe in die äusseren Abschnitte hineinwuchert, von der Mitte aus speichenförmig gestellte Gefässe auftreten. So entsteht dann das, was wir Rinde und Mark nennen. Vergleicht man die verschiedenen Bauarten, die die Marchand'schen Nebennieren aufweisen, so findet man völlig gleiche Verhältnisse.

Ganz jugendliche Marchand'sche Nebennieren zeigen einen gleichartigen Bau, in weiter vorgeschrittenen Fällen lässt sich in derselben Weise wie in der Nebenniere selbst eine äussere Rinde und ein inneres Mark unterscheiden. Im feineren Aufbau lässt sich nicht der geringste Unterschied auffinden. Eine Marchand'sche Nebenniere, die in ihrem feineren Aufbau der Nebenniere des erwachsenen Menschen entspräche, wurde allerdings noch nicht gefunden.

So kam es, dass die früheren Forscher, denen die Entstehung der Marchand'schen Nebenniere unbekannt war, ihren Aufbau als etwas Fertiges hinnahm und zum Theil aus Rindenschicht, zum Theil aus Markschicht oder zum Theil aus beiden zusammengesetzt schilderten. Es würde zu weit führen, dieses

durch Zeichnungen von Nebennieren in den einzelnen Altersstufen hier vor Augen zu führen. Man kann sich durch die Untersuchung älterer menschlicher Früchte und Neugeborener von der Richtigkeit meiner Behauptung sofort überzeugen. Es enthalten also die Marchand'schen Nebennieren geradeso wie die eigentlichen Nebennieren Mark und Rinde.

Niemals wurde beobachtet, dass die Marchand'schen Nebennieren eine Beziehung zu Theilen des sympathischen Nervensystems hätten.

Wenn also schon gegen die Auffassung, dass die Marksubstanz aus dem Sympathicus entsteht, in den früheren Abschnitten Beweise erbracht wurden, so ist diese Thatsache ebenfalls Beweis dafür, dass der Sympathicus mit der Entstehung der Marksubstanz gar nichts zu thun hat.

Der im ersten Theil meiner Arbeit von mir bestätigte Befund anderer Forscher, dass Zellen aus dem sympathischen Ganglion in die Nebennierenanlage einzudringen scheinen, berührt meine Auffassung in keiner Weise. Es würden sich diese eintretenden Zellen, die aus dem Sympathicus stammen, zu dem ausserordentlich reichen Nervenfasernnetz umbilden, dass die Nebenniere besitzt, eine Auffassung, die den heute giltigen Ansichten über die Bildung der Nervenfasern in keiner Weise widersprechen würde.

III. Theil.

Ueber ein neues normales Organ des Menschen und der Säugethiere.

Schon bei Besprechung der Fundorte der sogenannten accessorischen Nebennieren habe ich darauf hingewiesen, dass nicht alle versprengten Nebennieren von dem gleichen Gesichtspunkte aus zu betrachten seien.

Die versprengten Nebennieren, die in der Nähe der Hauptnebenniere liegen, werden in seltenen Fällen als pathologischer Befund wahrgenommen. Sie entstehen durch Abschnürung oder Propulsion in jeder Altersstufe und stellen so Nebennnebenieren dar in derselben Weise, wie wir Nebenmilzen, Nebenspeicheldrüsen u. s. w. finden.

Anders verhält es sich mit den Nebennieren, die wir beim

Weibe im Ligamentum latum, beim Manne in der Nähe des Hodens und des Samenstranges finden.

Die Nebennieren, die am freien Rande des Ligamentum latum des Weibes, zwischen Hoden und Nebenhoden des Mannes gefunden werden, entsprechen sich.

Sie entstehen, wie ich es für das Weib nachgewiesen habe, aus den sich rückbildenden Querkanälchen des Epoophoron.

Die Nebennieren, die beim Weibe etwas nach innen vom freien Rand des Ligamentum latum, beim Manne in der Nähe des Samenstranges liegen, entstehen aus den sich rückbildenden Querkanälchen des Paroophoron (für das Weib von mir nachgewiesen).

Diese Gebilde besitzen also ihre ganz selbstständige Entwicklung. Mir selbst ist es gelungen bisher diese Organe beim Weibe in jedem untersuchten Falle zu finden, sie sind in den meisten Fällen aber so klein, dass nur eine lückenlose Schnittreihe für die Frage über ihr Vorhandensein oder Fehlen entscheidend sein kann.

Bedenkt man ferner, dass bei den wenigen Versuchen, die bisher gemacht wurde, diese Gebilde beim Manne aufzufinden [Michael (57)], Wiesel (114)], in sehr vielen Fällen schon mit blossem Auge ein günstiges Ergebniss zu Tage gefördert wurde, dass Schmorl ebenfalls mit blossem Auge in 92 % aller untersuchten Fälle ein gleiches Ergebniss hatte, dass bei Thieren diese Organe beinahe regelmässig gefunden wurden, so kann man nicht mehr von zufälligen pathologischen Befunden sprechen.

Diese Organe stellen normale Gebilde des menschlichen Körpers ebenso wie der Säugethiere überhaupt dar.

Ob sie bei ihrer Kleinheit Wichtigkeit für den Körper besitzen, ist eine andere Frage, deren Beantwortung von Versuchen abhängt. Nachgewiesen ist, dass bei Thieren nach Entfernung der Hauptnebennieren diese ersetzend sich vergrössern.

Wir müssen daher diese Gebilde als normales Gebilde in die Organreihe der Säugethiere einsetzen.

Greifen wir auf die niederen Wirbelthiere zurück, so verdienten diese neuen Gebilde den Namen Suprarenalorgane. Dieser Name scheint mir aber nicht mehr auf die Lagerungsverhältnisse zu passen, und glaube ich, ist für sie der Name

„Marchand'sche Nebennieren" berechtigt, da Marchand als erster ein derartiges Gebilde beschrieb.

Der Name „accessorische" oder besser versprengte Nebennieren wäre für die Nebennieren, die selten als regelwidriger Befund in der Nähe der Nebennieren selbst gefunden werden, beizubehalten.

IV. Theil.

Die Phylogenie der Nebennieren.

Bekanntlich gilt für die Nebennieren in der Wirbelthierreihe heute folgende Homologie.

Die Interrenalkörper werden gleichgestellt mit der Rinde der Nebennieren höherer Wirbelthiere.

Die Suprarenalkörper werden mit dem Mark der Nebennieren höherer Wirbelthiere auf eine Stufe gestellt.

Diese Deutung war veranlasst durch die Annahme, dass sich die Suprarenalkörper niederer Wirbelthiere ebenso wie das Mark der Nebennieren höherer Wirbelthiere aus dem Sympathicus bilden sollten.

Ausserdem fand man Zwischenglieder, die es als wahrscheinlich erscheinen liessen, dass die Suprarenalkörper (das Mark) allmählich bei höheren Thieren in die Rinde hineinwüchsen, um schliesslich von der Rinde ganz umschlossen zu werden, wie wir es bei den höheren Wirbelthieren finden.

Dass das Interrenalorgan in diesem Falle bei höheren Wirbelthieren paarig sein musste, machte keine Schwierigkeiten für die Deutung, da wir wissen, dass der Interrenalkörper bei niederen Wirbelthieren paarig angelegt wird.

Nach meinen Befunden nun entstehen weder das Mark der Nebennieren noch die Suprarenalkörper aus dem Sympathicus. Es wird damit die jetzt geltende Auffassung über die Homologie der Nebennieren in der Wirbelthierreihe hinfällig.

Werfen wir einen Rückblick auf meine Befunde, so ergeben sich folgende zwei Hauptsätze:

I. Die Interrenalkörper der niederen Wirbelthiere entstehen aus den Urnierentrichtern, ebenso die Nebennieren der höheren Wirbelthiere.

II. Die Suprarenalkörper der niederen Wirbelthiere entstehen aus Querkanälchen der Urniere, ebenso wie die Neben-

nieren im Ligamentum latum weiblicher und in der Nähe des Hodens und des Samenstranges männlicher höherer Wirbelthiere. Es ergiebt sich hieraus von selbst, dass wir in der ganzen Wirbelthierreihe zwei getrennte Nebennierensysteme besitzen.

Das eine wird durch die Nebenniere höherer Wirbelthiere dargestellt und entspricht dem Interrenalkörper der niederen Wirbelthiere. Das andere wird durch einen Theil der sogenannten „accessorischen Nebennieren" höherer Wirbelthiere dargestellt und entspricht den Suprarenalkörpern der niederen Wirbelthiere.

Stammesgeschichtlich müssen wir uns vorstellen, dass die Beziehung der Urniere zum männlichen Geschlechtsapparat die Veränderung veranlasst hat. Wir beobachten bei den niederen Wirbelthieren, dass die Urniere das ganze Leben hindurch als Ausscheidungswerkzeug dient. Bei diesen Thieren sehen wir, dass sich aus zwei Theilen der Urniere (Querkanälchen und Trichter) je ein Gebilde entwickelt: die paarigen Suprarenalkörper und der unpaare Interrenalkörper, der ursprünglich ebenfalls paarig angelegt wird. Bei höheren Wirbelthieren sehen wir, dass die Urniere ihre alte Bedeutung verliert, indem die Amniotenniere an ihre Stelle tritt. Dieses war wohl dadurch veranlasst, dass der Ausführungsgang der Urniere beim männlichen Geschlecht die Stelle eines Ausführungsganges der Geschlechtserzeugnisse übernahm.

Mit dieser Verdrängung der Urniere aus ihrem ursprünglichen Posten durch die Amniotenniere Hand in Hand ging ihre frühzeitige Rückbildung vor sich, sodass sie bei höheren Wirbelthieren nur kurze Zeit bei der Frucht in Thätigkeit ist.

So kommt es, dass auch die Nebennieren, die aus den Querkanälchen der Urniere entstehen (Suprarenalkörper), zwar normaler Weise bei den höheren Wirbelthieren zu finden sind, sie sind aber in ihrer Entfaltung zurückgeblieben (Marchand-sche Nebennieren).

Dafür bleibt der Interrenalkörper, der bei niederen Wirbelthieren später unpaar geworden, bei den höheren Wirbelthieren paarig und entfaltet sich zu ansehnlichen Gebilden, zu der eigentlichen Nebenniere der höheren Wirbelthiere und des Menschen.

Erklärung der Bezeichnungen in den Abbildungen.

W.G = Wolff'scher Gang. — *M.G* = Müller'scher Gang. — *V.C* = Vena cardinalis. — *Ao* = Aorta. — *V.h* = Vena hepatica. — *NN* = Nebennierenanlage. — *S.G* = Sympathisches Ganglion. — *N* = Niere. — *M.K* = Malp. Körperchen. — *Q.K* = Querkanälchen. — *V* = Vene. — *G* = Gefässe. — *Gkr* = Gekröse. — *U* = Ureter. — *L* = Leber. — *K* = Keimdrüse. — *W* = Wirbel. — *Ep* = Epoophor. — *Pa* = Paroophor. — *M.NN* = Marchand'sche Nebenniere. (Im Sinne meiner Erklärung S. 70 und 71.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—III.

Fig. 1. Querschnitt durch eine 8 mm lange Kaninchenfrucht, in der Gegend des oberen Drittels des Wolff'schen Körpers, s. S. 21.

Fig. 2. Querschnitt durch eine 6,5 mm lange Kaninchenfrucht, in der Gegend des oberen Drittels der Nebenniere. Bei *Tr* geht eine röhrenförmige Einstülpung des Leibeshöhlenepithels weit in das Mesenchym hinein (Rest eines Urnierentrichters). Am Ende derselben Zellwucherung, die die erste Anlage der Nebenniere zeigt, s. Seite 23.

Fig. 3. Querschnitt aus derselben Schnittreihe, der Abbildung 2 entstammt, einige Schnitte weiter schwanzwärts. *NN* zeigt einen allseitig freiliegenden Zellhaufen als erste Anlage der Nebenniere. Die zugehörige Einstülpung des Leibeshöhlenepithels ist noch als Zapfen zu beobachten. An der Berührungsstelle mit dem Leibeshöhlenepithel ist eine trichterförmige Einziehung (*Tr*) zu sehen, s. Seite 23.

Fig. 4. Querschnitt aus derselben Schnittreihe, der Abb. 2 und 3 entstammt, einige Schnitte weiter schwanzwärts als der Schnitt Abb. 3. *Tr* = Trichter der Urniere mit Zellwucherung am Ende desselben. Weiter rückwärts ist ein Zellhaufen angeschnitten, der dem darüberliegenden Trichter entspricht, s. Seite 24.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Maulwurffrucht von 12 mm Nackensteisslänge in der Höhe zwischen mittlerem und oberem Nierendrittel. *NN* = Kopfende der Nebenniere, s. Seite 28.

Fig. 6. Der 19 Schnitte weiter schwanzwärts gelegene Schnitt derselben Schnittreihe einer 12 mm langen Maulwurffrucht, der Abbildung 5 entsammt, s. Seite 29.

Fig. 7. Schnitt aus derselben Schnittreihe wie Abbildung 5 und 6, 13 Schnitte weiter schwanzwärts, s. Seite 29.

Fig. 8. Der fünfte weiter schwanzwärts gelegene Abschnitt derselben Schnittreihe, s. Seite 29.

Fig. 9. Der 6 Schnitte von Abbildung 8 schwanzwärts gelegene Schnitt derselben Serie, s. Seite 30.

Fig. 10. Querschnitt einer 9 mm langen Maulwurffrucht. Nebennieren-

anlagenkopfende (*NN*), oberer Nierenpol (*N*) und Kopfende des Wolff'schen Körpers (*M. Q*) liegen in gleicher Höhe, s. Seite 31.

Fig. 11. Querschnitt aus derselben Schnittreihe, 4 Schnitte schwanzwärts, s. Seite 31.

Fig. 12. Ebenso 17 Schnitte weiter schwanzwärts als Abb. 11, s. Seite 32.

Fig. 13. Ebenso 25 Schnitte weiter schwanzwärts, s. Seite 32.

Fig. 14. Ebenso 8 Schnitte weiter schwanzwärts, s. Seite 32.

Fig. 15. Querschnitt einer Maulwurffrucht von 7 mm Nacken-Steisslänge, s. Seite 34.

Fig. 16. Querschnitt einer 6 mm langen Maulwurffrucht in der Höhe des Kopfendes der Nebennierenanlage, s. Seite 38.

Fig. 17. Entstammt der gleichen Schnittreihe wie Abbild. 16, 10 Schnitte schwanzwärts, s. S. 38.

Fig. 18. Aus derselben Schnittreihe, 14 Schnitte weiter schwanzwärts als Abbild. 16, s. Seite 38.

Fig. 19. Querschnitt innerhalb des oberen Drittels der Urniere bei einer Maulwurffrucht von 5,5 mm Länge, s. Seite 39.

Fig. 20. Querschnitt durch eine Maulwurffrucht von 5,2 mm Nacken-Steisslänge innerhalb des oberen Drittels der Urniere, s. Seite 39.

Fig. 21. Querschnitt durch eine Maulwurffrucht von 4,5 mm Nackensteisslänge innerhalb des oberen Drittels der Urniere, s. Seite 39.

Fig. 22. Schnitt des Ligamentum latum eines neugeborenen Mädchens. *T* = Tube. *Qk* = Querkanälchen des Epoophoron, das die Marchand'sche Nebenniere durchbohrt. *Ep* = Epoophoron. *V.C* = Vena centralis der Marchand'schen Nebenniere. *M.NN* = Marchand'sche Nebenniere in der Mittellinie getroffen, s. Seite 60.

Fig. 23. Querschnitt durch das Epoophoron einer 10 Wochen alten menschlichen Frucht. *M. NN* = Anlage der Marchand'schen Nebenniere, s. Seite 63.

Fig. 24. Schnitt aus derselben Schnittreihe einige Schnitte weiter schwanzwärts. *M. NN* = Marchand'sche Nebennierenanlage mit dem Ende eines Querkanälchens des Epoophorons in ihr, s. Seite 63.

Fig. 25. Schnitt aus derselben Schnittreihe einige Schnitte weiter schwanzwärts, s. Seite 64.

Fig. 26. Schnitt durch das Ligamentum latum der Neugeborenen. *M. NN* = Jugendliche Nebenniere des Parovariums, s. Seite 66.

Fig. 27. Schnitt durch das Ligamentum latum einer Neugeborenen. *M. NN* = Jugendliche Nebenniere des Parovariums, s. Seite 66.

Die Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat entworfen. Abbild. 1—4 Leitz Obj. 4 Oc. I. Abbild. 5—9 Leitz 4 abgeschraubt Oc. I Tub. 14. Abbild. 10—18 Leitz 4 Oc. I. Abbild. 19—22 Leitz Obj. 4. Tub. 13. Abbild. 23—27 Leitz Obj. 4 Oc. I.

Schriften-Verzeichniss.

1. D'Ajutolo, Intorno ad un caso di capsula suprarenale accessoria nel corpo pampiniforme di un feto. Archivo per le science med. Vol. VIII Nr. 14 1824. Bulletino delle sciens. med. di Bologna Ser. VI vol. XVII 1886.
2. Arnold, Salzburg medicin. chirurg. Zeitung 1831 S. 236—237.
3. Arnold, Julius, Ein Beitrag zu der feineren Struktur und dem Chemismus der Nebennieren. Virchow's Archiv Bd. 35 1866.
4. Arnold, Fr, Handbuch der Anatomie des Menschen. Freiburg 1881.
5. Balfour F. M., Monograph on the developpement of Elasmobranch Fishes. London 1870 p. 242—244.
— Ueber die Entwicklung und die Morphologie der Suprarenalkörper. — Biolog. Centralblatt 1881 Nr. I.
6. Bartholin, Hist. anat. Cent. II hist. 28, 77.
— Anatomia reformat. 1669 p. 121.
7. Beneke, Zur Lehre von der Versprengung von Nebennierengewebe in die Nieren; nebst Bemerkungen zur allgemeinen Onkologie. Zieglers Beitr. Bd. IX 1891.
8. Bergmann, C., Dissert. de gland. suprarenalibus. Göttingen 1839.
9. Bischoff, Th, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig 1842.
10. Blumenbach, J. F., Handbuch der vergleichenden Anatomie. Göttingen 1805.
11. Bock C. F., Anatomisches Taschenbuch. Berlin 1864.
— Handbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1880.
12. Bojanus, Anatomia testudinis.
13. Brandt, Ueber den Zusammenhang der glandula suprarenalis mit dem Parovarium, bez. der Epididymis bei Hühnern. Biolog. Centralblatt Bd. IX 1890.
14. Braun, Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoolog. zootom. Institut der Universität Würzburg. Bd. V 1882.
15. Brunn, A. von, Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklung der Nebennieren. Arch. f. mikr. Anat. Vol. VIII 1872.
16. Camper, Description anatomique d'un elephant mâle. Paris 1802 p. 40.
17. Canalis P., Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales. Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. Bd. IV.
18. Chiare delle, Dissertationi sull' anatomia umana comparata e patologica 1847.
— Existenza della glandula renale de Batraci e de Pesci 1857.
19. Chiari, Zur Kenntniss der accessorischen Nebennieren des Menschen. Zeitschr. f. Heilk. Prag. Bd. V 1884.

20. Creighton, A theory of the homologie of the suprarenals based in Observations. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XIII 1879.
21. Dagonet, Beiträge zur pathologischen Anatomie der Nebennieren des Menschen. Zeitschr. für Heilkunde Prag. Bd. VI 1885.
22. Daubenton, Hist. nat. de Buffon. Tom. VII. VIII. XIII. XIV.
23. Dostochewsky, Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. 1886 Bd. XXVII.
24. Duvernay, De glandula renali Eustachii in comment. Petropolit. 1751 T. XIII.
— Acad. Petrop. Tom V p. 234.
— Comment. Acad. Soc. Petrop. Tom XIV.
25. Ecker, Blutgefässdrüsen, in R. Wagner's Handbuch der Physiologie.
— Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbelthierklassen. Braunschweig 1846.
26. Emery, Atti dell' Academia dei Lincei. 1882.
27. Felix, Walter, Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens. Zürich 1891.
28. Gegenbaur C., Grundriss der vergleichend. Anatomie. Leipzig 1878.
29. Gottschalk, In den Verhandlungen der Ges. f. Geb. und Gyn. in Berlin, Sitz. v. 25 II 98. Zeitschr. f. Geb. und Gyn. Bd. 38 1898.
30. Gottschau M., Ueber Nebennieren der Säugethiere, speciell über die des Menschen. Sitz.-Berichte d. Würzburg. Phys. med. Gesellsch. 1882.
— Ueber die Nebennieren der Säugethiere. Biol. Centralblatt. Bd. III 1883 Nr. 18.
— Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Arch. f. Anat. und Physiologie. Anat. Abth. 1883.
31. Grawitz, Die Entstehung von Nierentumoren aus Nebennierengewebe. Arch. f. klin. Chirurgie Bd. XXX 1884 p. 828..
— Die sogenannten Lipome der Niere. Virchow's Archiv Bd. 93.
32. Gruby, Annales des sciences naturelles. Zoologie 2de Serie Tom XVII p. 218.
33. Gunkel, Dissert inaug. Marburg 1887.
34. Hanau, Mündliche Mittheilung cit. nach Ulrich (102).
35. Hartmann, Ept. nat. cur. Dec. II ann. VII observ. 22.
36. Haller, Elementa physiologiae 1765 T. VII p. 286.
37. Heim, Diss. de ren. succent. Berlin 1824 p. 23.
38. Henle, Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen 1866.
39. Hensen, cit. n. Braun p. 26.
40. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1893.
41. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. Entwicklung des Hühnchens im Ei.
42. Hoffmann, C. R., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. XLIV 1886.

42. Hoffmann, C. K., Étude sur le développement de l'appareil urogenital des oiseaux. Verhandlungen der koninklijke Academie van Wetenschappen. Amsterdam 1892.
— Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie Bd. XLVIII. 1889.
43. Hunter, Philosoph. Transact. Vol. LXXVII p. 413.
44. Huschke, Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers von S. T. von Soemmering. Umgearbeitet und beendigt von F. Huschke. Leipzig 1844.
45. Jacobson, Anatomische Abhandlungen. Mém. de l'Academie de Copenhague 1888 Tom III p. 34.
46. Janosik, Bemerkungen über die Entwicklung der Nebennieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
— Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. Sitzungsberichte der kais. Academie in Wien. Bd. 99, III. 1890, S. 260—288.
47. Inaba, Masamaro. Notes on the developpement of the suprarenal Bodies in the mouse. Journal of the College of science. Tokio Vol. IV. part. I.
48. Klebs, Handbuch der pathol. Anatomie Bd. I. Abth. II.
49. Kölliker, Mikrosk. Anatomie. Leipzig 1854.
— Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1867.
— Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig 1879.
50. Kühn, Ueber das Vorkommen von accessorischen Nebennieren. Zeitschrift f. ration. Medicin. III. Reihe. Bd. XVII. 1866.
51. Kulmus, Act. nat. curios. Vol. I, p. 9.
52. Leydig, Beitrag zur mikrosk. Anat. und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
— Anatom. histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
— Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
— Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857. p. 188.
53. Lubarsch, Beiträge zur Histologie der von Nebennierenkeimen ausgehenden Nierengeschwülste. Virch. Arch. Bd. 135. 1894.
54. Marchand, Ueber accessorische Nebennieren im Ligament. latum. Arch. f. pathol. Anatom. und Physiol. Virchow's Arch. 1883.
— Beiträge zur Kenntniss der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. Internat. Beitr. zur wissenschaftlichen Medicin Bd. I. 1891.
55. Mayer, J. C. A., Beschreibung des menschlichen Körpers. 1786, p. 508.
56. Merkel, J. Fr., Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anat. und Physiologie. I. Ueber die Schilddrüse, Nebenniere und einige ihnen verwandte Organe. Halle 1806.

57. Michael, J. von, Zum Vorkommen der accessorischen Nebennieren. Deutsches Archiv f. klin. Medicin Bd. 43. 1888, p. 123.
58. Mihalkovicz, G. von, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. für Anat. und Phys. Bd. II. 1885.
59. Meyer, Robert, Verhandlungen der Gesellsch. f. Geb. u. Gyn. zu Berlin. Sitz. v. 11. II. 1898. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 38. 1898.
60. Milne, Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Tom. VII. Paris 1878.
61. Mitsukuri, On the développement of the suprarenal bodies in Mammalia. Quarterly journal of microscop. Science. Vol. XXII; auch erschienen in: studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge III. 1882.
62. Möhring, Act. nat. curios. Vol. V, p. 168.
63. Mollier, Ueber die Entstehung des Vornierensystems b. Amphib. Arch. f. Anat. und Physiol. 1890.
64. Morgagni, Epistol. anatom. Venet. 1740. Bd. XX, p. 43.
65. Müller, J., Eingeweide d. Fische aus der Denkschrift d. Berliner Akademie 1843.
— Entwicklungsgesch. d. Genitalien p. 114.
— Hildebrandt's Anatomie, herausgegeben von F. H. Weber IV. S. 355.
66. Nagel, Ueber die Structur der Nebennieren. Müller's Archiv für Anat. und Physiol. 1834, p. 381.
67. Oesterlen, Beiträge zur Physiologie des gesunden und kranken Organismus. Jena 1843.
68. Otto, Seltene Beobachtungen. I. Heft, p. 129. Breslau 1816.
69. Olden, Anatomy of Vertebrates. Vol. I, p. 543.
70. Perrault, Mém. pour servir à l'histoire des animaux. Tom. III, p. 38 u. 131. Tom. I, p. 196.
71. Pfaundler, Zur Anat. der Nebenniere. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1892.
72. Rabl, Hans, Die Entwicklung und Structur der Nebennieren bei den Vögeln. Arch. f. mikros. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
73. Rathke, Untersuchungen über den Körperbau und die Entwicklung der Krokodile. Braunschweig 1866.
74. Regaud, Glandules à secrétion interne juxta- epididymaires chez le lapin. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. Séance du 3 juin 1899.
75. Remak, Ueber ein selbständiges Darmnervensystem. 1857.
— Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.
76. Retzius, Isis. 1832, p. 529.
— Observationes in Anatomiam Chondropterygiorum. 1819.
77. Rösel, Geschichte der Frösche. p. 21–23.

78. Rokitansky, Handbuch der path. Anatomie Bd. II, p. 480, Bd. III, p. 381. 1861.
79. Rossa, Ueber accessorische Nebenniere im Ligam. latum und seine Beziehungen zu den Cysten und Tumoren des Ligamentes. Arch. f. Gynäkologie 56. Bd. Heft II. 1898.
80. Roth, Ueber einige Urnierenreste beim Menschen. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum. 1882.
81. Rückert, J., Ueber die Entstehung der Secretionsorgane bei den Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1888.
82. Sappey, Ph. C., Traité d'anatomie descriptive. Paris 1879. Tom. IV, p. 584.
83. Schellhammer, Eph. nat. curios. Dec. III. ann. VII u. VIII.
84. Schenk, Mittheilungen aus dem embryolog. Institut zu Wien. Heft III.
85. Scheuchzer, Philosoph. Transact. Tom. XXXIV.
86. Schmidt, Diss. de gland. suprarenal. Trag. ad. Viàdr. 1785. p. 7—9.
87. Schmorl, Zur Kenntn. d. accessorischen Nebennieren. Ziegler's Beitr. Bd. IX. 1891.
88. Sebastian, A. A., de renibus accessoriis. 1837.
89. Sedgwick. Adam, Developpement of the kidney in its relation to the Wolffian body in the chick.
Quarterly Journal of mikroskopikal Science Vol. XX. new series 1880.
— Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsch von G. Kastner. Leipzig 1894.
90. Seger, Eph. nat. curios. Dec. I. ann. II.
91. Seiler, Nebennieren. Medic. Realwörterbuch von Pierer u. Chonlaut. Altenburg 1823.
92. Semon, Richard, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differencirung zum Hoden. Jena 1887.
— Ueber die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnisse zur Vorniere und Nebenniere und ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. 1890.
— Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. Bd. XIX. 1891.
93. Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zool. zoot. Institut in Würzburg. 1875.
94. Stannius und Siebold. Nouveau manuel d'anatomie comparée. T. I. p. 131.
95. Stannius, Handbuch der vergleich. Anat. 2. Aufl. II. Bd. p. 214.
— Ueber die Nebennieren bei Knochenfischen. Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1839.
96. Steller, De bestiis marinis. Novi comment. Ac. Petrop. Tom. II. p. 377 und 344.
97. Stilling, Zur Anatomie der Nebennieren. Virchow's Archiv Bd. 109. 1887.

98. Stilling, Apropos de quelques esperiences nouvelles sur la Maladie d'Addisson — Revue de Médecine. T. X. 1890.
99. Sue, Mém. étrang. de l'Acad. des sciences de Paris. T. II. p. 204.
100. Swammerdam, Biblia naturae. Tom. II. p. 794.
101. Switalski, Ueber ein zwisch. d. Blättern des breiten Mutterbandes bei einem neugeborenen Mädchen gefundenes Ectodermalgebilde. Monatsschrift f. Geb. u. Gyn. 1899. Bd. IX, Heft V.
102. Ulrich, Anatom. Untersuchungen über ganz und partiell verlagerte und accessorische Nebennieren, über die sogenannten echten Lipome der Nieren und über die Frage der von den Nebennieren abgeleiteten Nierengeschwülste. Ziegl. Beiträge Bd. 18. 1895.
103. Valenti, Sullo svillupo delle capsule surrenali nel pullo ed in accuni mammiferi. Pisa 1889; auch in Societé Tascane des sciences naturelles. 1889.
104. Valentin, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Berücksichtung der Entwicklung der Säugethiere und der Vögel. Berlin 1835.
105. Veslingius, Syntagm. anat. 1837. cap. V.
106. Waldeyer, Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.
107. Wallmann, H., Ueber das accidentelle Vorkommen physiolog. Gewebe Zeitschr. der Gesellschaft der Aerzte. Wien 1859. p. 264.
108. Weigert, Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virch. Arch. Bd. 100. S. 176—179.
109. Weiler, Die Bildungsanomalien der Nebennieren und deren path. Bedeutung. Diss. Kiel 1885.
110. Weldon, On the head kidney of Bdellostoma with à suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Quarterly journal of mikrosk. science Vol. XXIV. 1884.
— Note on the origin of the suprarenal bodies of vertebrates. Proceed. of the royal society Vol. XXXVI.
111. Welsch, Examen renum succent. Leipz. 1691.
112. Wenckenbach, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikrosk. Anat. 1896.
113. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Jena 1886.
114. Wiesel, Jos., Accessorische Nebennieren im Bereich des Nebenhodens. Wiener klin. Wochenschrift 1898. No. 18.
115. Wijhe, van, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.
116. Zander, Ueber functionelle u. genetische Beziehungen d. Nebennieren zu anderen Organen etc. Ziegler's Beiträge Bd. 7. 1890.
117. Ziegler, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen.

(Aus dem histologischen Institute der deutschen Universität zu Prag.
Vorstand: Prof. Dr. Sigmund Mayer.)

Ueber den Bau und die Entwicklung der sog. Carotisdrüse.

Von

Priv.-Doc. Dr. **Alfred Kohn**, Assistenten am histologischen Institute der deutschen Universität zu Prag.

Hierzu Tafel IV und V.

Es ist gewiss in hohem Maasse auffallend, dass ein so unscheinbares Organ, wie die Carotisdrüse, eine so ansehnliche Literatur hervorrufen konnte. Seit vielen Jahren Gegenstand lebhaften Interesses, wurde sie histologisch und embryologisch vielfach untersucht, ohne dass eine einheitliche Auffassung erzielt worden wäre. Und doch war es nicht etwa die Ueberzeugung von einer hohen physiologischen oder pathologischen Bedeutung des Organes, welche — wie dies bei den Arbeiten über die Schilddrüse der Fall war — immer wieder von Neuem zu Untersuchungen anregte, sondern das Interesse an diesem Organe war ein rein morphologisches. Ueber seine physiologische Bedeutung wurde selbst von jenen, die seine Natur endgiltig erkannt zu haben glaubten, kaum eine Vermuthuug ausgesprochen. Der eigenthümliche Reiz zu immer wiederkehrender Bearbeitung lag in der Schwierigkeit des Gegenstandes. Es musste jedem Untersucher bald klar werden, dass es sich um ein Organ von ganz eigenartigem Baue handle, das sich in keine der üblichen Kategorien einreihen liess. Aber gerade diese Sonderstellung des Organes wurde oft nicht genügend berücksichtigt und über der Schilderung feinster Details nur zu leicht aus dem Auge verloren. Man machte gewaltsame Versuche, auch die Carotisdrüse in einer bestimmten Gruppe des Systems unterzubringen. Da man aber das besondere Wesen der specifischen Elemente nicht zu ergründen vermochte, blieben solche Eintheilungen willkürlich, die ihnen zu Grunde liegenden Auffassungen widerspruchsvoll und die ganze Darstellung unbefriedigend.

Bekannt ist das Organ seit langer Zeit. Seine Lage, seine Beziehungen zu den benachbarten Gebilden und besonders sein Reichthum an Nerven wurden schon von den älteren Anatomen beschrieben. Ihre Untersuchungen sind natürlich rein anatomisch und beschäftigen sich mit dem Organe als Ganzem. Auf die Verhältnisse, wie sie durch die anatomische Präparation klargelegt wurden, gründet sich daher auch die Auffassung über unser Organ in der frühesten Periode seiner Geschichte. Diese Auffassung ist in der damals entstandenen und in dem ganzen Zeitraume — von Haller bis Luschka — üblichen Bezeichnung „Ganglion intercaroticum" wiedergegeben. Das Ganglion intercaroticum war eben ein kleines, sympathisches Nervenganglion, wie es deren viele giebt. Dass es ein Ganglion war, darüber bestand überhaupt kein Zweifel. Ein kleines, compaktes Knötchen, in welches so viele Nervenstämmchen eindrangen, das ganz in Nervenbahnen eingebettet war, konnte doch wohl kaum anders gedeutet werden. Ich muss gestehen, dass diese einfache Betrachtungsweise mir auch heute noch nicht unberechtigt erscheint. Es sind uns immer noch keine Gebilde ausser den zum Nervensystem gehörenden bekannt geworden, die einen so auffallenden Reichthum an Nerven aufweisen, dass deren Zahl die nach unserer Erfahrung einem anderen Organe, z. B. einer Drüse, zukommende Menge so unverhältnissmässig übertrifft. Man darf vielleicht sagen, dass diese wichtige Thatsache von den späteren Autoren zu gering bewerthet wurde.

Bezüglich der Literatur dieser Periode will ich auf Luschka (45)[1]), Sigm. Mayer (51) und die in jeder Hinsicht vortreffliche historisch-kritische Darstellung Jacoby's (28) verweisen.

Die ersten Angaben verdanken wir der Schule Haller's. Taube (78) erwähnt in einer unter Haller's Leitung i. J. 1743 abgefassten Dissertation ein Ganglion minutum im Theilungswinkel der Carotis, von welchem auch Berckelmann (8), gleichfalls ein Schüler Haller's, spricht. Haller (25) selbst sagt, dass er in dem Nervenplexus an der Theilungsstelle der Carotis manchmal ein „Ganglion exiguum" sah. Auch Neubauer (57) scheint es gesehen zu haben. Aber erst Andersch (1) beschrieb es ausführlicher und gab ihm seinen Namen „Ganglion intercaroticum". Dieser Name kennzeichnet zur Genüge den Standpunkt der älteren Autoren, denen auch Valentin (79) und Mayer (50) noch zuzuzählen wären. Als eines jener kleinen, peripheren Ganglien, wie sie in den Geflechten des Sympathicus häufig genug vorkommen, konnte auch das Ganglion intercaroticum auf keine eingehendere Würdigung Anspruch erheben, als in den Lehrbüchern der Anatomie an entsprechender Stelle mitgenannt zu werden [C. F. Krause (39), F. Arnold (2)].

Da unterzog Luschka (45), dem gewisse Unterschiede von der Beschaffenheit anderer Ganglien aufgefallen waren, das Organ einer

1) Die Ziffern verweisen auf den Literaturnachweis am Schlusse der Arbeit.

genauen mikroskopischen Untersuchung und regte durch seine Mittheilungen jene lebhafte Discussion desselben an, die bis zum heutigen Tage fortdauert. Er glaubte „den nunmehr leicht zu constatirenden Beweis zu liefern, dass es sich hier überhaupt nicht um ein Ganglion im gewöhnlichen Sinne, sondern um ein drüsenartiges, dem Halstheile des Sympathicus adjungirtes Organ handelt".

Als drüsenähnlich bezeichnete er das Organ deshalb, weil er es aus Blasen und Schläuchen zusammengesetzt fand, welche zarte Moleküle, nackte Kerne und Zellen von verschiedener Form enthielten. Die Anordnung der Zellen ist regellos; sie finden sich übrigens nicht ausschliesslich innerhalb der drüsigen Hohlgebilde, sondern vereinzelt oder in Gruppen „frei in das Stroma des Organes oder zwischen jene Hohlgebilde eingestreut". (Aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass der Begriff „Drüse" damals nicht so eng gefasst wurde wie heute.) Auffallend erschien ferner der Reichthum an Blutgefässen und die innige Verbindung mit dem Sympathicus, der im Innern des Organs ein förmliches Netzwerk bildet. Luschka macht endlich den Vorschlag, dieses Organ, welches er in seiner ziemlich gleichzeitig erschienenen „Anatomie des Menschen" noch als ein „Ganglion eigener Art" bezeichnet hatte, zur Bezeichnung seiner wesentlichen Natur „Glandula carotica" zu benennen. Er hat aber dabei eine besondere Art von Drüsen, die sog. Nervendrüsen, im Sinne: „Es hat alle Wahrscheinlichkeit für sich, dass das in Rede stehende Organ die wesentlichen Eigenschaften der sog. Nervendrüsen hat, als welche wir bis auf Weiteres, d. h. bis eine zulängliche Einsicht in ihre Funktion gewonnen sein wird, solche Werkzeuge zusammenfassen, deren charakteristische Bestandtheile zellerfüllte Blasen und Schläuche sind und welche, wie die Nebennieren, der vordere Lappen des Gehirnanhanges und die Steissdrüse, mit welcher letzteren das vorliegende Organ die grösste Aehnlickeit besitzt, in einem sehr innigen anatomischen Verbande mit dem sympathischen Nervensystem stehen .... Eine nahezu vollkommene Uebereinstimmung bietet unser Organ mit den manchen Fischen und Reptilien zukommenden sog. ‚Axillarherzen' dar." Schliesslich wies Luschka auf die Möglickeit der Entwicklung der Glandula carotica aus dem Darmdrüsenblatte hin und hielt es für nicht unwahrscheinlich, dass ihre Anlage in den von Remak unterschiedenen, noch räthselhaften Nebendrüsen der Schilddrüse zu suchen sei. Diese Vermuthung sollte zur Quelle einer langdauernden Irrlehre werden.

Jedenfalls aber hat Luschka die Glandula carotica nicht als Drüse schlechtweg, sondern als Nervendrüse aufgefasst, sie nicht den Drüsen im Allgemeinen, sondern nur einer kleinen Gruppe derselben angereiht und sie mit den Axillarherzen der Selachier verglichen. Man schmälert darum gewiss nur sein Verdienst, wenn man ihn einfach als den Begründer der Lehre vom drüsigen Bau der Carotisdrüse hinstellt.

Man muss die thatsächlichen Befunde Luschka's mehr berück-

sichtigen, als dies gewöhnlich geschieht und darf sich nicht bloss an die von ihm gebrauchten Namen halten. Ist der Begriff der Drüse selbst heute noch ein mangelhaft umgrenzter, so nahm man es damals mit dieser Bezeichnung erst recht nicht genau.

Luschka's Nachweis, dass unser Organ kein typisches Ganglion sei, bleibt für alle Zeit aufrecht; aber seine Auffassung vom drüsenartigen Bau desselben wurde sehr bald von J. Arnold (3) bestritten.

Dieser Autor, der früher die vermeintlichen Drüsenschläuche in der Luschka'schen Steissdrüse als Gefässbildungen mit epithelialem Wandbelag gedeutet hatte, behauptete nun auch jetzt, dass die von Luschka der Carotisdrüse zugeschriebenen Drüsenbildungen nichts anderes als Gefässe seien, deren Wand von einer mehrschichtigen Epithellage gebildet werde, deren Dicke von den grösseren zu den kleineren Gefässen zunehme. „Das Ganglion intercaroticum besteht aus drei bis vier Körnern, und diese sind aus vielen grösseren und kleineren, complicirteren und einfacheren Körpern zusammengesetzt, welche infolge ihrer Beziehung zum Gefässsystem als Gefässbildungen und infolge der knäuelartigen Anordnung der letzteren als Glomeruli gedeutet werden müssen. Die Schlingen dieser sind aufgebaut aus einer homogenen Wand und einem wandständigen, das Lumen nicht erfüllenden Epithelbeleg; sie enthalten im normalen Zustande Blut." Dementsprechend empfiehlt er, das Organ „Glomeruli arteriosi intercarotici" zu nennen. Im Uebrigen konnte er Luschka's Angaben vom Vorkommen zahlreicher Nervenfasern und einzelner Ganglienzellen bestätigen.

Somit waren zwei verschiedene Auffassungen gegeben. Luschka sah das Charakteristische des Organs in den epithelartigen Zellhaufen, welche ihn bestimmten, es als Drüse zu bezeichnen und in dem Reichthum an nervösen Elementen, um derentwillen er es zu den Nervendrüsen zählte. Die Gefässvertheilung schien ihm keine Besonderheit zu bieten. Arnold dagegen erblickte das Wesentliche des Organs gerade in den Gefässen und das Charakteristische in der glomerulusartigen Anordnung derselben. Die Anwesenheit der reichlichen nervösen Elemente schlug er nicht hoch an, und mit der Thatsache einer aus geschichtetem Epithel gebildeten Gefässwand fand er sich überraschend leicht ab.

Die Gegensätzlichkeit in der Anschauung der Meister trat noch viel schärfer in den Arbeiten der Schüler zu Tage. Die Anhänger Arnold's liessen sich durch den Namen „Glomeruli arteriosi intercarotici" verleiten, im Carotisknötchen wirklich nur noch ein Gefässconvolut zu sehen, und die Gefolgschaft Luschka's machte im Handumdrehen aus der Nervendrüse eine Drüse, welche „überraschende Aehnlichkeit mit den Formbestandtheilen der jugendlichen Schilddrüse" aufweisen sollte [Heppner (26)]. Mit solchem Uebereifer konnte der Sache, der man diente, nicht genützt werden. Dass die Carotisdrüse keine typische Drüsenbildung sei, war doch zu leicht zu konstatiren,

als dass nicht gerade durch das hartnäckige Bestreben, sie als solche hinzustellen, die Zahl der Gegner vermehrt worden wäre.

In ihrer ursprünglichen, auch von Pförtner (61) angenommenen Form, nach welcher die Luschka'schen Drüsenschläuche selbst die Gefässe und die epithelähnlichen Zellhaufen demzufolge eine Art Gefässepithel darstellen sollten, liess sich Arnold's Ansicht allerdings nicht aufrecht erhalten. Aber eine kleine Correctur ermöglichte es, den Kern derselben zu retten. Man gab zu, dass auch diese Gefässe nur ein einschichtiges, plattes Endothel, wie andere Gefässe besitzen, beanspruchte aber für sie ausser diesem noch ein äusseres, adventitielles Perithel, welches eben durch jene die Gefässe umscheidenden Zellhaufen repräsentirt sein sollte. Diese Auffassung stützt sich auf nachstehende Befunde Eberth's (15), welche irrthümlich verallgemeinert und auf anders zu deutende Verhältnisse übertragen wurden.

Nach Eberth bildet eine kernhaltige Membran die äusserste Bekleidung der gröberen Capillaren, Arterien und Venen des Hirns, Rückenmarks und der Retina des Menschen. Diese Lage sollte als äusseres Gefässepithel oder noch besser als Gefässperithel[1]) bezeichnet werden. Als dann Waldeyer (84) die Beobachtung machte, dass die Hodengefässe kleiner Säugethiere (Fledermaus, Maus, Ratte) oft von einer Lage grosser, epithelähnlicher Zellen begleitet sind, glaubte er, diese dem Perithel Eberth's gleichsetzen zu dürfen und sagte damals: „Meiner Auffassung nach muss man dieses Perithel als äusserste Schicht zur Adventitia hinzurechnen, und es kann dieselbe eine sehr verschiedene Ausbildung erlangen. Während es auf den Hirngefässen zu einer hautartigen Schicht ganz platter, den Endothelzellen gleichender Zellen wird, stellt es an den Hodengefässen eine starke Lage grosser, vollsaftiger Zellen dar, die sich fast wie echte Schleimhautepithelien ausnehmen. Dasselbe finden wir an gewissen erst in neuerer Zeit bekannt gewordenen kleinen Organen, der Luschka'schen Steissdrüse und der Glandula carotica. Dass dieselben nichts anderes als eigenthümlich ausgebildete Gefässplexus seien, haben bereits J. Arnold und später Eberth dargethan. Auch die neuerdings von Sertoli und von Luschka gegebenen Abbildungen stimmen damit überein. Ich habe in letzter Zeit diese Untersuchungen wieder aufgenommen und bin zu der Ueberzeugung gelangt, dass jene aus grossen Zellen bestehenden, perivasculären Gebilde, welche das Charakteristische der Steissdrüse ausmachen, in eine Linie mit den Eberth'schen Perithelzellen und den Zellen der Hodengefässe zu stellen sind. Die Glandula intercarotica weicht insofern ab, als hier der Gefässplexus einen capillaren Charakter trägt. Man könnte daher diese Gebilde auch als „Perithelorgane“ bezeichnen.“

---

1) Der Name „Perithel“ ist von Auerbach eingeführt, von diesem aber zur Bezeichnung unseres „Gefässendothels“ gebraucht worden.

Wenn man aber die Perithelien Eberth's, die perivasculären Zellen oder Plasmazellen Waldeyer's (85) und die „drüsenartigen" Bildungen Luschka's als im Principe gleichwerthig ansah, dann allerdings konnte man ohne Schwierigkeit der Arnold'schen Auffassung in der Hauptsache beipflichten. Ihr schliesst sich auch die Darstellung in den Lehr- und Handbüchern der Gewebelehre an, wenn auch die Luschka'sche Bezeichnung „Carotisdrüse" meist beibehalten wurde.

In dieser durch Luschka inaugurirten Periode der mikroskopischen Untersuchung war also die ursprüngliche einfache Anschauung der älteren Anatomen beseitigt, aber ein befriedigendes Ergebniss nicht erzielt worden. Die Anhänger Luschka's sowohl als die Arnold's stellten jene Besonderheiten, denen sie ihre Aufmerksamkeit zugewendet hatten, zu ausschliesslich in den Vordergrund. Für diese waren die Gefässverhältnisse, für jene die Drüsenähnlichkeit der Zellanhäufungen allein bestimmend für die Charakterisirung des Organes. Die von den Alten in erste Linie gestellte auffallend innige Beziehung zum Nervensystem, die Luschka noch so stark betont hatte, fand immer weniger Beachtung und für die Auffassung selbst keine Berücksichtigung.

Eine neue, höchst interessante Phase setzt ungefähr mit Kölliker's (33) Mittheilung vom epithelialen Ursprung der Thymus ein, durch welche die entwicklungsgeschichtliche Erforschung der Halsorgane einen mächtigen Impuls erhielt. Nun durfte man auch Aufklärung über die Carotidendrüse erwarten.

In der That erschienen bald Stieda's (71) vielgenannte Untersuchungen, welche auch über die Entstehung der Carotidendrüse die bestimmte Nachricht brachten: „Die Glandula carotica ist eine aus dem Epithel einer Kiemenspalte sich entwickelnde Drüse."

Diese Angabe wurde von Born (10) bezweifelt und nur von Kastschenko (32) direkt bestritten, dagegen von Fischelis (18), C. Rabl (65), de Meuron (55), Prenant (62) und Maurer (47—49) bestätigt.

So schien die Controverse zwischen Arnold und Luschka durch die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zu Gunsten des Letzteren entschieden.

Dem war aber nicht so. Alle die Versuche, die Carotisdrüse als ein branchiogenes Organ hinzustellen, beruhen auf einem Irrthume. Es war von keinem der genannten Autoren versucht worden, den Nachweis zu erbringen, dass die definitive Carotisdrüse auch wirklich aus der von ihnen beschriebenen Anlage hervorgehe. Er konnte von ihnen auch nicht erbracht werden; denn thatsächlich war das ihnen vorliegende Gebilde gar nicht die Anlage der Carotisdrüse, sondern die eines Epithelkörperchens. Die Epithelkörperchen aber bestehen zeitlebens als solche und haben mit der Carotisdrüse so wenig gemein, als die Kiemenderivate überhaupt.

Besonders durch die Untersuchungen Prenant's (62), dem zahl-

reiche Forscher folgten, war genau bekannt geworden, dass bei den Säugethieren sowohl die dritte, als auch die vierte innere Kiemenfurche je einem epithelialen Knötchen den Ursprung geben. Das der dritten Kiemenfurche war es, das zumeist und von Prenant selbst als die Anlage der Glandula carotica gedeutet wurde. Aber es entging Prenant nicht, dass dieses Knötchen im Laufe der Entwicklung seine Beziehung zur Carotis aufgiebt und in sehr innigen Contact mit dem Thymuskopfe tritt. Von diesem Zeitpunkte an sollte es nicht mehr „Glandule carotidienne", sondern „Glandule thymique" heissen. Diese befremdliche Thatsache erweckte in Jacoby (28) Zweifel, ob Prenant's „Glandule carotidienne" der Glandula carotica Luschka's entspreche. Dieser Zweifel erwies sich bald als völlig gerechtfertigt.

Von Sandström (68), Nicolas (58) und mir (34) waren in der Nachbarschaft der Schilddrüse der erwachsenen Säugethiere constante, epitheliale Organe beschrieben worden, die ich als äusseres und inneres Epithelkörperchen der Schilddrüse[1]) bezeichnete und von denen ich vermuthete, dass sie selbständigen Anlagen ihren Ursprung verdanken. Bald darauf wies Jacoby (29) nach, dass das von den früheren Autoren als Anlage der Carotidendrüse gedeutete Epithelderivat der dritten inneren Kiemenfurche zum „äusseren Epithelkörperchen" wird und nicht zur Carotisdrüse. Diese Angabe deckt sich inhaltlich vollständig mit jener, die Kastschenko fast zehn Jahre früher gemacht hatte und wurde nunmehr von Prenant (63), Simon (70), Groschuff (24), Verdun (80), Fusari (21) und fast allen folgenden Beobachtern vollinhaltlich bestätigt. Somit erscheint die Irrlehre vom branchiogenen Ursprung sammt allen daran geknüpften Folgerungen endgiltig aus der Welt geschafft.

Ich hätte die ganze Episode gewiss auch nicht so ausführlich mitgetheilt, wenn nicht Maurer (49) erst in neuerer Zeit wieder auf diesen scheinbar überwundenen Standpunkt zurückgekommen wäre. Da die Untersuchungen der letzten Jahre ergeben haben, dass die Epithelkörperchen als solche persistiren und die viel complicirter gebaute Carotisdrüse in keinem genetischen Zusammenhange mit dem Kiemensysteme steht, so ist nicht recht einzusehen, warum Maurer neuerdings gewisse Kiemenfurchenderivate bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren immer noch als „Carotisdrüse" bezeichnet. Da dieser Name für ein ganz bestimmtes Organ seit langer Zeit vergeben ist und ausschliesslich für dieses im Gebrauche steht, so ist es nicht zu empfehlen,

---

1) Ich habe damals mit Absicht so indifferente Namen gewählt. Nach den jetzt vorliegenden Untersuchungen würde auch ich es vorziehen, die Bezeichnung „Epithelkörperchen" nur als Gattungsnamen beizubehalten und das äussere „Corp. epith. parathymicum", kürzer „Parathymus" (Groschuff), das innere „Corpusculum epitheliale parathyreoideum", kürzer Parathyreoidea" (Sandström), zu nennen.

Gebilde, die diesem ferne stehen, unter derselben Benennung anzuführen. Allerdings bezeichnet Maurer (49) abweichend von den früheren Autoren ein Epithelkörperchen der zweiten Kiemenfurche als die Anlage der Carotisdrüse bei den Säugethieren. Da dieses aber nach seinen eigenen Angaben „in älteren Zuständen den gleichen Bau wie die Epithelkörperchen der hinteren Spalten“ zeigen soll, so scheint es mir ausgeschlossen, dass es sich um die Glandula carotica Luschka's handeln könne. Maurer's Angaben über die epitheliale Anlage der Carotisdrüse der Säugethiere sind daher für die Beurtheilung des Wesens derselben nicht entscheidend.

So haben die in anderer Richtung so erfolgreichen Studien über die Entwicklung und den Bau der Kiemenderivate unsere Kenntnisse bezüglich der Carotisdrüse vorwiegend nur in negativer Richtung erweitert. Es scheint nunmehr sichergestellt, dass die Carotisdrüse nicht aus dem Epithel einer Kiemenfurche hervorgeht, und damit ist der Lehre vom drüsigen Charakter derselben die wichtigste Stütze wieder entzogen.

Die Anregung zu abermaligen Untersuchungen der Carotisdrüse geht in letzter Zeit von der pathologischen Anatomie aus. Die Schwierigkeit, gewisse Tumoren, die in der Nähe der Theilungsstelle der Carotis ihren Sitz hatten, zu classifiziren, veranlasste Marchand (46) und Paltauf (59), sich aus eigener Anschauung über die Entwicklung und den Bau der Carotisdrüse zu unterrichten.

Ihre Mittheilungen fallen noch in die Zeit vor der eben geschilderten Aufklärung des von Stieda begründeten Missverständnisses, da fast alle Autoren mit Ausnahme Born's und Kastschenko's sich für den branchiogenen Ursprung des Organes aussprachen. Born hatte sich begnügt, seinem Zweifel Ausdruck zu geben, ob aus dem Stieda-schen Körperchen wirklich die Carotisdrüse hervorgehe, Kastschenko aber verdanken wir ganz bestimmte Angaben.

Nach ihm zeigt sich die Anlage der Carotisdrüse zuerst bei Embryonen (des Schweines) von 14—15 mm N. L. als ein ellipsoides Knötchen, welches die Carotis interna gleich an der Theilungsstelle der Carotis communis umgreift. Dasselbe stellt anfangs nichts Anderes als eine Verdickung der Adventitia dar. Sie ist innig mit dem Ganglion plexiforme vagi und primum nervi sympathici, besonders mit ersterem, verbunden und von vielen Nervenfasern durchkreuzt. Er will auch ihre besondere Beziehung zum Nervensystem nicht leugnen, wenn er sie auch nach ihrer Entstehung als blosse Anschwellung der Adventitia ansehen muss. Kastschenko's Beobachtungen wurden von den neueren Untersuchern fast ausnahmslos bestätigt und sind zum Ausgangspunkte für die heute geltende Auffassung der Carotidendrüse geworden.

Marchand findet auch für die Carotisdrüse des Menschen keinen Anhaltspunkt für die Annahme eines epithelialen Ursprunges, „vielmehr stellt sich dieselbe frühzeitig als ein Geflecht kleiner Gefässe dar. Die

Elemente der grösseren Zellhaufen stehen in so innigem Zusammenhange mit den Gefässwandungen, dass man sie mit Wahrscheinlichkeit für gleicher Abkunft, also für Gefässbildungszellen halten muss."

Ebenso schliesst Paltauf nach seinen Untersuchungen an Embryonen von Kaninchen, Katze, Kalb und Mensch, dass sich die Carotisdrüse der Säugethiere „ohne epitheliale Anlage aus einer umschriebenen Wucherung der Gefässwand der Carotis interna entwickelt". Beim Kaninchen fängt die Entwicklung mit dieser Wucherung an „und scheint mit der Sprossung von Gefässen innig zusammenzuhängen, da bereits in den ersten Anfängen meiner Beobachtungen in der verdickten Adventitia sich solche finden, dieselben überhaupt für die Kleinheit des Gebildes sehr stark und reichlich sind; ihre Verzweigung mit andauernder Proliferation der Gefässwandzellen legt bereits frühzeitig den Grund für die spätere körnige Structur des Organes . . . . Es braucht nicht noch erwähnt zu werden, dass die Zellen der Anlage sich in nichts von denen der Gefässwand unterscheiden, als deren Proliferation sie eben erscheinen."

Die Erinnerung an die oben erörterte Lehre vom branchiogenen Ursprung der Carotisdrüse ist auch heute noch so lebendig, dass in vielen Untersuchungen über die Kiemenderivate auch ihrer Erwähnung geschieht. In allen, ausser den früher besprochenen Maurer's wurden Kastschenko's Angaben bestätigt.

So begnügt sich Jacoby nicht mit dem Nachweise dass die vermeintliche Glandule carotidienne Prenant's mit dem äusseren Epithelkörperchen identisch ist, sondern ermittelt auch, dass die Anlage der echten Carotisdrüse zuerst bei Katzenembryonen von 15 mm als bindegewebige Verdickung der Carotis communis in der Gegend der Theilungsstelle erscheint. Auch Verdun pflichtet Kastschenko bei und schreibt der Carotisdrüse einen rein mesodermalen Ursprung zu. Er fügt — die Verwechslung der Anlagen von Carotisdrüse und Epithelkörperchen kurz berührend — mit Recht, wie mir scheint, hinzu: „Il semble que des confusions de même ordre se soient produites au sujet des organes décrits comme glandules carotidiennes chez les Vertébrés inferieurs (Reptiles, Batraciens)." In einer die Entwicklung der Epithelkörperchen des Menschen behandelnden Arbeit kommt auch Fusari auf die Carotisdrüse zu sprechen und äussert sich in dem gleichen Sinne: „La ghiandola carotidea o meglio il glomus caroticum è una formazione che nulla ha di comune coi derivati epiteliali delle fessure branchiali, e non corrisponde a questi neppure per la sua posizione. Il glomus caroticum è una produzione connettiva della parete mediale dell' arteria carotide comune nel punto della sua biforcazione."

Alle diese übereinstimmenden Angaben über die Entwicklung ermöglichen noch nicht das Verständniss des eigenthümlichen Baues des fertigen Organes. Diesen behandeln in ausführlicher Weise die Arbeiten von Marchand, Paltauf, Schaper (69) und Stilling (73).

Marchand's Auffassung steht der Arnold's ziemlich nahe,

wenn er auch das Organ ebensowenig als ein ausgebildetes Gefässgeflecht, wie als Drüse oder Ganglion, vielmehr als ein rudimentäres Organ angesehen wissen will, für das er den Namen „nodulus caroticus“ in Vorschlag bringt. Es stellt sich frühzeitig als ein Geflecht kleiner Gefässe dar, deren Wandzellen in innigster Verbindung mit den die Gefässe umgebenden epithelähnlichen Zellhaufen stehen. Die Elemente der letzteren sind als Gefässbildungszellen aufzufassen. Auch beim Erwachsenen scheinen noch Übergänge aus den Wandzellen der kleinen Gefässe in die Zellen der Zellhaufen stattzufinden. Diese sind trotz ihres epithelähnlichen Aussehens nicht frei von Zwischensubstanz, welche hie und da als feines Reticulum zum Vorschein kommt.

Nach Paltauf's Untersuchungen besteht das Organ „nicht allein aus glomerulusartigen Gefässknäueln und Wundernetzen. wie Arnold es fand, sondern die Gefässschlingen in den einzelnen, die Körner zusammensetzenden Körpern — einem Glomerulus etwa entsprechend — sind von einem reticulirten, feine Hohlräume bildenden Gewebe umgeben, in welchem protoplasmareiche Zellen theils als Belegzellen der Gefässschlingen, theils der Räume sich finden. . . .“ „Diese zelligen Elemente sind wohl als analog aufzufassen den äusseren Gefässwandzellen. sog. Perithelien Eberth's. . . . Diese eigenthümlichen Belegzellen sind es wahrscheinlich, welche Luschka an Zupfpräparaten für Epithelien genommen hat.“ Unbeschadet vielleicht noch eruirbarer Verbindungen mit dem Nervensystem — mächtige Bündel von Nervenfasern mit eingestreuten Ganglienzellen begleiten die eintretenden Gefässe — möchte Paltauf „das Organ den drüsenartigen in dem Sinne zurechnen, wie wir ja auch die Lymphdrüsen, die Thymus etc. als „Drüsen“ bezeichnen. Dieser Ausdruck involvirt weder eine bestimmte physiologische Funktion, noch eine histologische oder histogenetische Einheit.“

Schaper's (69) sehr genaue Darstellung unterscheidet sich nach meinem Dafürhalten hauptsächlich darin von der seiner Vorgänger, dass sie den „typischen Zellhaufen“ eine grössere Selbständigkeit wahrt. Er hebt nachdrücklich hervor, dass die Zellen trotz der innigsten Beziehung zu den Kapillargefässen doch nicht als „Gefässwandzellen“ aufgefasst werden dürfen. da alle Gefässe. auch die kleinsten, die ihnen zukommenden typischen Wandelemente besitzen. Die „drüsigen Zellen“ bereiten der Untersuchung grosse Schwierigkeit, da ihr Zellleib sehr hinfällig zu sein scheint. An gut fixirten Präparaten zeigen sie einen deutlich epithelialen Charakter. Die Glandula carotica scheint kein rudimentäres Organ zu sein, vielmehr dürfte ihr in Gemeinschaft mit der Glandula coccygea und anderen grösseren oder kleineren Complexen ähnlicher Zellen (Perithelien und Plasmazellen der Autoren) eine bestimmte physiologische Function zukommen, deren Specificität zu ergründen weiteren Forschungen vorbehalten bleibt. Sie ist bis jetzt nur bei Säugethieren gefunden worden. Aber gleich Luschka wird auch Schaper durch Leydig's (40, 41) Beschreibung der „Axil-

larherzen" der Selachier zu der Annahme geführt, „dass wir es hier mit einem der Carotisdrüse sowohl in histologischer als physiologischer Beziehung gleichwerthigen Organ zu thun haben." Endlich vermuthet Schaper, dass der Carotisdrüse gleichwerthige Gebilde nicht ausschliesslich an der Carotistheilung, sondern auch an anderen Stellen im engen Anschlusse an das Gefäss- und Nervensystem vorkommen dürften.

Stilling's (73) Ausführungen vermitteln zwischen den gegensätzlichen Anschauungen Luschka's und Arnold's. Ersterem möchte er bezüglich des Ganglion intercaroticum — Stilling gebraucht wieder diese ursprüngliche Bezeichnung — der Säugethiere beipflichten, für das des Menschen aber die Darstellung Marchand's annehmen, die doch der Arnold'schen sehr verwandt ist. „Pour l'homme je ne puis que confirmer les résultats de cet observateur." (Marchand.) „Mais je fus amené à étudier surtout le ganglion intercarotidien de certains animaux et je n'ai examiné celui de l'homme qu'après avoir obtenu des résultats qui concordent avec l'ancienne hypothèse de Luschka." Wenn er aber auch an feinen Schnitten die Befunde Eberth's und Marchand's bestätigen kann („il n'est pas difficile de rencontrer des masses cellulaires qui ne sont autre chose qu'un épaississement de cette paroi [des capillaires]"), so weist er doch auf die Möglichkeit hin, dass diese Zellen einen anderen Ursprung haben könnten als die vasoformativen und ihre Verbindung vielleicht nur eine secundäre ist. Kurz, die Zellen scheinen doch unabhängiger von den Gefässen zu sein, als man bisher glaubt. Die Zelltypen des Organes erfahren durch Stilling eine Bereicherung. Nebst den bekannten Zellen, welche in Häufchen oder „Läppchen" beisammen liegen, fand er solche, die sich — wie die sog. Markzellen der Nebenniere — in Kaliumbichromat bräunen. „Elles" (letztere) „n'entrent pas dans la composition des lobules . . . . Les cellules brunies par le bichromate de potasse constituent des éléments à part; ils ne se mêlent pas aux autres." Diese Zellen stellt er in eine Reihe mit jenen, die er bei einigen Säugethieren in kleinen, dem Bauchsympathicus angelagerten Körperchen fand („de petits corpuscules attachés au sympathique abdominal"), welch letztere er für accessorische Nebennieren hält („que regarde comme des capsules surrénales supplémentaires"). Als Ergebniss seiner Untersuchung stellt Stilling die morphologische Analogie von Carotisdrüse und Nebenniere hin. „Je crois pouvoir affirmer, que le ganglion intercarotidien, quelle que soit son origine embryonnaire, n'est ni un simple lacis vasculaire, ni un organe rudimentaire, mais une glande vasculaire sanguine d'une structure analogue à celle des capsules surrénales." Das bedeutet thatsächlich die Rückkehr zu dem Standpunkte Luschka's. Auch dieser bezeichnete die Glandula carotica als ein drüsenartiges, dem Sympathicus adjungirtes Organ, welches er den Nebennieren und der Hypophysis an die Seite stellte.

Als übereinstimmendes Ergebniss der neueren Untersuchungen ergibt sich ein vorwiegend negatives Resultat: Die Carotisdrüse ist kein branchiogenes, kein drüsiges, kein epitheliales Organ. Das Wesen des Organs und seiner Elemente bleibt unklar. Unverkennbar tritt jedoch gerade in den neuesten Arbeiten das Bestreben hervor, die „typischen Zellen" nicht mehr in stricte Beziehung zur Gefässwand zu bringen, ihnen vielmehr eine grössere Selbständigkeit einzuräumen.

Als Ausdruck der herrschenden Meinung aber, die auch durch die Aufnahme der Bezeichnung „Glomus caroticum" unter die Nomina anatomica B. charakterisirt ist, kann folgende Darstellung gelten, die Stöhr's (75) verbreitetem Lehrbuche der Histologie entnommen ist: „Das Glomus caroticum ist keine Drüse, sondern besteht im Wesentlichen aus Blutgefässen. Die aus der Theilung der einzigen zuführenden Arterie hervorgegangenen Capillaren sind sehr ungleich weit und von zahlreichen, den Plasmazellen ähnlichen Bindegewebszellen umgeben, die zu rundlichen Gruppen, sog. Secundärknötchen vereint sind. Die mehrfachen Venen sammeln sich in der Peripherie der Carotisdrüse, die ausserdem fibrilläres Bindegewebe, einzelne Ganglienzellen und ansehnliche Mengen markhaltiger und markloser Nervenfasern enthält."

Der wunde Punkt dieser und ähnlicher Darstellungen liegt in der Fragwürdigkeit der hier als „den Plasmazellen ähnliche Bindegewebszellen" bezeichneten Elemente, in der Schwierigkeit, diese specifischen Zellen des Organs in klarer und unzweideutiger Weise zu charakterisiren. Sind es Endothelzellen, Eberth'sche Perithelzellen, Waldeyer'sche Plasmazellen, Gefässwandzellen, adventitielle Bindegewebszellen oder Drüsenzellen? Sind sie dem Epithel oder dem Bindegewebe oder einer anderen Gewebsart zuzurechnen? Darüber, also über das Wesen der Zellen vor allem, und hiedurch über die Stellung des Organes Klarheit zu gewinnen, schwebte mir als Hauptziel meiner Untersuchungen vor.

Diese beziehen sich auf die Carotisdrüse des Menschen, des Affen (Macacus rhesus), Pferdes, Schweines, Hundes, der Katze, des Kaninchens, Meerschweinchens, der Ratte und Maus. Von jeder Species wurden mehrere Exemplare verschiedener Altersstadien gewählt und die Behandlungsmethoden in mannigfachster Weise variirt. Als Fixirungsflüssigkeit wurden verwendet: Sublimat-Kochsalzlösung, Sublimat-Pikrinsäure, Sublimat-Alkohol, Flemming's und Zenker's Gemische, Osmiumlösung, Kaliumbichromat, Kaliumbichromat-Formolmischung (9 : 1), Formol (4%), Alkohol; zur Stückfärbung Alaun-Cochenille und Hämalaun, zur Schnittfärbung Hämalaun, dasselbe und nachher Pikrinsäure oder ein Säure-

fuchsin-Pikrinsäuregemisch, Hansen's Säurefuchsin-Pikrinsäure, Heidenhain's Eisenhämatoxylin, Safranin, Methylenblau, Toluidinblau und Orcein. Die Schnitte wurden nach Paraffineinbettung in Serien in der Dicke von 10 μ, seltener von 5 μ angefertigt.

Bezüglich der Lage, Form, Grösse und Consistenz des Organes sei auf die Angaben der älteren Autoren, besonders Luschka's verwiesen, der es beim Menschen in Hunderten von Nachforschungen jedesmal aufzufinden vermochte. Nach ihm erscheint die Carotisdrüse des Menschen meist als länglich runder Körper, welcher höchstens 7 mm, gewöhnlich 5 mm lang, 4—2½ mm breit und 1½ mm dick ist. Nicht selten besteht sie aus zwei ungleich grossen Partien, die nach unten zusammenfliessen. Bisweilen ist die Masse des Organes in 4—5 rundliche Knötchen zerfallen. Seine Lage hat es in der Regel nicht innerhalb der Bifurcationsstelle, d. h. zwischen Carotis externa und interna, sondern es liegt gewöhnlich der medialen Seite des oberen Endes der Carotis communis und der genannten Aeste derselben so an, dass es in seiner ganzen Grösse und Gestalt nur durch die Präparation von innen her in situ dargelegt werden kann. Vom umgebenden Bindegewebe und Fett befreit, erscheint es je nach dem Füllungszustande seiner Capillaren grauröthlich bis bräunlichroth. Seine Consistenz ist derber als die eines Ganglions, seine Substanz lässt sich nur schwer mittelst Nadeln zerzupfen.

Auch bei den bisher untersuchten Säugethieren findet sich ein der Carotisdrüse des Menschen entsprechendes Gebilde in der Nähe der Carotistheilung, entweder gerade an der Theilungsstelle oder etwas höher im Bindegewebe zwischen den aus der Theilung der Carotis communis hervorgegangenen Gefässen. Diese geben auch Zweige an die Carotisdrüse ab, zum Theil empfängt sie dieselben auch direct aus der Carotis communis.

Von allen Untersuchern wird der grosse Reichthum an Nerven hervorgehoben, deren grösster Theil dem Sympathicus entstammt. Nach Luschka befindet sich zwischen der Carotis externa und interna ein sehr reiches, mit einzelnen kleinen Ganglien versehenes Nervengeflecht — Plexus intercaroticus —, welches einen Complex von Fäden des N. laryngeus superior, glossopharyngeus und einer wechselnden Anzahl von Zweigen aus dem Ganglion cervicale supremum darstellt. Die Betheiligung der einzelnen Nerven ist keine constante; nach Svitzer (76) lassen

sich folgende Nervenquellen für die Carotisdrüse zusammenstellen: Zweige vom Ganglion cervicale supremum, von den Nervi molles Halleri, vom Stamm des N. vagus und des ramus pharyngeus nervi vagi, vom N. glossopharyngeus, vom ramus laryngeus superior nervi vagi, vom N. hypoglossus, vom Sympathicus ober- und unterhalb des Ganglion cervicale supremum. (Cit. nach S. Mayer (51).)

Für die mikroskopische Untersuchung empfiehlt es sich, nur beim Menschen und den grösseren Säugethieren die Carotisdrüse frei zu präpariren, bei kleineren jedoch die Carotisgabel der Untersuchung zu unterwerfen, ohne sich mit der Präparation aufzuhalten. Von Anderem abgesehen, liegt ein Vortheil dieses Vorgehens auch darin, dass man die Beziehungen zu den Nachbargebilden, Gefässen, Nerven und Ganglien, leicht übersieht und nicht selten durch die Auffindung einzelner, verstreuter, dem Hauptorgane gleichgebauter Körperchen für die Mehrarbeit entschädigt wird. Solche kommen bei manchen Thieren mit ziemlicher Regelmässigkeit, mitunter in beträchtlicher Entfernung von der eigentlichen Carotisdrüse vor. Letztere selbst aber findet sich bei allen untersuchten Säugethieren als ein constantes, typisch gebautes, wohlcharakterisirtes Gebilde im Bindegewebe zwischen den aus der Theilung der Carotis communis stammenden grösseren Arterien in der Nähe des Ganglion cervicale supremum.

Nach der gröberen Anordnung lassen sich etwa vier verschiedene Typen aufstellen. Der erste ist dadurch charakterisirt, dass das Organ als ein compactes, gegen die Umgebung glatt abgegrenztes Gebilde auftritt. Das Zwischengewebe durchdringt es in so feiner Vertheilung, dass der zellige Charakter überwiegend zum Ausdrucke kommt, wodurch es einen mehr gleichartigen, parenchymatösen Habitus gewinnt. Die Carotisdrüse der Katze bietet ein gutes Beispiel für das geschilderte Verhalten, für den compacten Typus des Organes.

In anderen Fällen gewinnt es ein ganz anderes Aussehen dadurch, dass das Zwischengewebe in viel grösserer Menge auftritt. Nach der Verschiedenheit seiner Anordnung resultiren zwei neue Typen. In dem einen Falle hat das Organ eine nierenförmige Gestalt. Am Hilus findet sich eine bedeutendere Anhäufung von Bindegewebe mit grösseren Gefässen und einzelnen Nervenbündeln. Von hier aus treten radienförmig stärkere Septa

in's Innere, welche das Organ nach Art einer Drüse in Läppchen theilen, ohne für gewöhnlich ganz bis an die convexe Peripherie durchzugreifen. Die Läppchen selbst werden durch feinere Septa in kleinere Häufchen zertheilt.

Die Läppchenbildung finde ich besonders schön an der Carotisdrüse des Affen (Macacus rhesus) ausgeprägt.

Das Zwischengewebe kann aber auch so mächtig ausgebildet sein, dass das eigentliche, specifische Gewebe der Carotisdrüse nur in Form einzelner, durch ansehnliche Mengen interstitiellen Gewebes völlig von einander getrennter Inselchen, einzelner Körner auftritt. Da diese um ihre Gefässe gruppirt sind, von denen mehrere nacheinander von einer grösseren zuführenden Arterie abgehen, so gewinnt die Anordnung Aehnlichkeit mit einer Traubenbildung, wie sie beim Fettgewebe vorkommt. Von diesem Körnertypus kann man an der Carotisdrüse des Menschen eine gute Anschauung gewinnen.

Noch weiter geht die Zerfällung bei einigen von mir untersuchten Nagethieren. Wenn man z. B. die Carotisdrüse des erwachsenen Kaninchens untersucht, so könnte man daran zweifeln, dass man es wirklich mit einem einheitlichen Organe, einem zusammengehörigen Ganzen, zu thun hat. Die typischen Zellen sind in kleinen, kugeligen Gruppen oder häufiger in schmalen, kurzen Strängen ziemlich unabhängig von einander im Zwischengewebe eingelagert. An einer Stelle dichter gehäuft, ragen die einzelnen Häufchen von diesem Centrum aus verschieden weit in das Nachbargewebe vor, ohne durch eine einheitliche Begrenzung zu einem besonderen abgeschlossenen Gebilde zusammengefasst zu werden. Diese diffuse Anordnung ist für die Carotisdrüse des Kaninchens recht charakteristisch.

Allen diesen verschiedenen Typen gemeinsam ist nur die Anordnung in der letzten Einheit, in kleinen Häufchen, Gruppen oder Nestern. Diese selbst aber können in verschiedener Weise zum Gesammtkörper vereinigt sein. Wenn sie alle dicht aneinander gelagert und nur durch zarte Septa getrennt auftreten, kommt der erste Typus zustande, das Bild eines einheitlichen, compacten, umgrenzten Organes. Wenn sich aber immer nur eine grössere Anzahl derselben in der gleichen Weise zu je einem Läppchen formirt, die Läppchen selbst aber durch mehr oder minder durchgreifende starke Züge von Bindegewebe von ein-

ander gesondert werden, erhalten wir den zweiten Typus. Treten sie nur in geringer Menge zu einzelnen, allseitig von reichlichem Zwischengewebe gegen einander abgegrenzten, kugeligen Haufen zusammen, so entsteht der dritte Typus der traubenförmigen oder glomerulusartigen Anordnung, der Körnerbildung. Bleiben sie endlich ziemlich selbständig, ohne sich zu höheren Einheiten zu gruppiren, so ist damit jener Typus gegeben, den ich als den vierten bezeichnete, der diffusen Anordnung.

Mit dieser Verschiedenheit der Gruppirung geht natürlich die verschiedene Vertheilung des Bindegewebes, der Gefässe und Nerven parallel. Im ersten Falle ist schon die Gesammtmenge des eintretenden Bindegewebes gering, und geeignete Färbungen nach van Gieson oder Hansen (mit Säurefuchsin) zeigen, dass nur zarte Bälkchen das Innere durchziehen und endlich in feinster Vertheilung die einzelnen Zellgruppen umschliessen. Letzteres Verhalten ist allen Typen gemeinsam. Bei der Läppchenbildung ist die Menge des Bindegewebes viel bedeutender; am meisten findet sich bei Körnerbildung, wo die einzelnen Körner in ein recht ansehnliches Bindegewebslager isolirt eingebettet erscheinen. Auch eine umhüllende Bindegewebskapsel ist nicht in allen Fällen vorhanden. Die in Form eines compacten Organes auftretende Carotisdrüse ist immer von einer besonderen Bindegewebshülle umgeben. Den anderen Typen dagegen fehlt nicht selten eine besondere, gemeinsame Kapsel, so dass einzelne Gruppen, abgetrennt von den übrigen, ohne äusserlich in ein Ganzes zusammengefasst zu erscheinen, im Bindegewebe liegen.

Die Nerven bilden ein dichtes Geflecht in der unmittelbaren Umgebung der Carotisdrüse. Sie dringen — in der Regel Ganglienzellen einschliessend — an verschiedenen Stellen ein, vertheilen sich im Inneren des Organes nach allen Richtungen und lösen sich endlich in feinster Vertheilung in den Gruppen letzter Ordnung auf. Der Reichthum an Nerven ist ein wesentliches Merkmal der Carotisdrüse.

Die zuführenden Blutgefässe lösen sich in ein dichtes, engmaschiges Netz ziemlich weiter Capillaren auf. Wenn die Carotisdrüse einen einheitlichen Körper bildet, so besitzt sie auch ein einheitliches, das ganze Organ umfassendes System von Capillaren, die sich in weite Venen ergiessen, welche kranzartig rings um die Peripherie angeordnet sind. Dagegen bringt es die

Läppchen- und Körnerbildung mit sich, dass auch die Vascularisation keine einheitliche ist, sondern jeder Unterabtheilung ihr besonderes, von eigenen zuführenden Gefässen gespeistes Capillarnetz zukommt. Bei der kugeligen Form der Körner gewinnt ihr Gefässnetz eine gewisse, rein äusserliche Aehnlichkeit mit einer Glomerulusbildung. Ausser dieser durch die Art der Anordnung bedingten Form des Gefässnetzes vermag ich nichts aufzufinden, was als eigenartige Besonderheit der Gefässe, ihres Baues oder ihrer Vertheilung, hervorzuheben wäre.

Um gleich auch hier von den elastischen Fasern zu sprechen, sei erwähnt, dass solche nur insoweit aufgefunden wurden, als sie im Bindegewebe und an den Gefässen auch anderwärts vorkommen.

Soweit die allgemeine Anordnung des Organes in Frage kommt, ist meine Darstellung gewiss in ziemlicher Uebereinstimmung mit der anderer Autoren. Nur möchte ich mehr Gewicht darauf legen und deshalb auch noch besonders hervorheben, dass einzelne Läppchen und Körner isolirt vorkommen, und dass auch das ganze Gebilde in eine Summe selbständiger Gruppen aufgelöst sein kann.

Ein Urtheil über das Wesen des Organes ist aus den bisher mitgetheilten Thatsachen nicht zu gewinnen. Doch drückt ihm schon die gröbere Anordnung den Stempel der Besonderheit auf. Der Zellenreichthum und die Läppchenbildung könnten an eine Drüse gemahnen, aber der unverhältnismässige Reichthum an Nervenfasern und der Mangel jeder regelrechten Gruppirung der Zellen schliessen diese Vermuthung bald wieder aus. Das Um und Auf der Frage nach dem Wesen des Organes dreht sich schliesslich um die Analyse der Körner, der Einheiten letzter Ordnung und die Bestimmung ihrer zelligen Elemente.

Sagte ich früher, dass die Zellen in Gruppen angeordnet seien, so ist damit nur der bei schwächeren Vergrösserungen gewonnene Haupteindruck wiedergegeben. In der Regel sind ja auch mehrere Zellen aneinander gelagert. Aber sehr häufig trifft man ganz vereinzelte und Gruppen von nur zwei oder drei Zellen. Kurz, es ist durchaus nicht ein besonderes Merkmal dieses Gewebes, dass die Zellen — wie die eines Epithels — in Reihen oder Gruppen auftreten. Es ist nicht möglich, in der Art ihrer Anordnung eine Regel zu finden. Da aber gerade die Gruppirung

u. z. eine ganz gesetzmässige Gruppirung ein Hauptmerkmal des Epithelgewebes ist, so folgt aus dem Mangel einer solchen, dass trotz des epitheloiden Habitus der einzelnen Zellen in diesem Falle kein Epithelgewebe vorliegt.

Aber auch dann, wenn die Zellen gruppenweise beisammen liegen, genügt eine flüchtige Betrachtung, um sich die Ueberzeugung zu verschaffen, dass es sich nicht um Zellen epithelialen Charakters handeln kann. Ihre Anordnung ist ganz verschieden von der eines Epithels, sie ist ganz regellos. Die Zellen liegen in verschiedenster Richtung aneinander, die eine ist längs, die andere schief, die dritte quergestellt; eine hohe Zelle wird von einer scheibenförmigen quer überdacht; die eine grenzt mit einer Längs-, die andere mit einer Querfläche, wieder eine andere mit mehreren Flächen gleichzeitig an das Zwischengewebe. Von jener gesetzmässigen, geschlossenen Abgrenzung gegen das Bindegewebe, welche das Epithel auszeichnet, ist nichts zu merken. Ich wüsste überhaupt nicht, welcher Art von Zellen man die der Carotisdrüse vergleichen sollte, und ich glaube, dass sich keine der von den Autoren bisher vorgebrachten Annahmen aufrecht halten lässt. Es ist ebenso ungerechtfertigt sie Plasmazellen, wie Epithel-, Endothel- oder Perithelzellen zu nennen. Nach meinem Dafürhalten sind diese Zellen nach Herkunft, Art und Anordnung ganz eigenartige, für welche ein besonderes Paradigma in der allgemeinen Histologie noch aufzustellen erübrigt.

Diese Eigenart äussert sich in auffälliger Weise in ihrem Verhalten gegen verschiedene Reagentien. Die meisten der üblichen Fixirungsflüssigkeiten rufen ein eigenthümliches Bild hervor. Die Zellen erscheinen nach Behandlung mit Alkohol, Formol, Sublimatlösungen, Sublimat-Pikrinsäure, Flemming's Gemisch auffallend licht, von scharfen Contouren umrahmt. Es scheint, dass diese Flüssigkeiten den Zellinhalt grossentheils extrahiren. Innerhalb des scharfcontourirten Zellareals bleibt meist nur der Kern, von spärlicher, granulirter Zellsubstanz umgeben, häufig ist von einem Zellleibe keine Spur mehr wahrnehmbar. Versucht man nachträglich eine der gebräuchlichen Protoplasmafärbungen, so gelingt es nicht, eine Zellsubstanz nachzuweisen; der Kern liegt nach wie vor in einem hellen, ungefärbten, scharf umgrenzten Raume. Ganz andere Bilder aber erhält man,

wenn man zur Fixirung Kaliumbichromatlösungen verwendet oder Gemische, welche dieses enthalten (Müller'sche, Flüssigkeit, Kaliumbichromat-Formol). Durch diese wird der Zellinhalt thatsächlich fixirt. Bei Anwendung einfacher Kaliumbichromatlösungen erscheint der Zellleib in den verschiedensten Nuancen des Gelb, lichtgelb bis intensiv gelbbraun; bei Anwendung der Mischungen mit Formol in gleichmässigem, hellbraunen Farbentone. Diese Reaction ist so beständig, dass sie alle zur Einbettung, Färbung und Fertigstellung der Präparate erforderlichen Proceduren unverändert übersteht. An den stark gelb gefärbten Zellen tritt der Zellleib ungemein klar hervor mit all den durch die schrumpfende Wirkung der Kaliumbichromatlösung hervorgerufenen Spitzen und Fortsätzen. Dass aber die Substanz aller Zellen, auch jener, an denen eine Chromfärbung kaum noch wahrnehmbar ist, fixirt wurde, beweist eine nachträglich ausgeführte Färbung mit Protoplasmafarbstoffen. Benützt man zur Nachfärbung Pikrinsäure, oder ein Gemisch derselben mit Säurefuchsin (van Gieson, Hansen), so treten alle Zellen in leuchtend gelber Farbe hervor. Dadurch scheint mir der Beweis erbracht zu sein, dass nunmehr die Zellsubstanz nicht extrahirt, sondern durch die Fixirungsflüssigkeit wirklich festgehalten wurde. Doch lässt sich der ursprüngliche, vom Kaliumbichromat erzeugte Unterschied zwischen lichtgelben und dunkelbraunen Zellen, wenn auch weniger deutlich, auch jetzt noch herausfinden. Die vorher gebräunten Zellen sind intensiver gefärbt als die übrigen.

Auch durch andere Methoden lässt sich überzeugend darthun, dass die Zellsubstanz durch Kaliumbichromat fixirt wird. Sehr geeignet hierfür sind Färbungen mit wässerigem Hämatoxylin nach vorheriger Beizung. Wenn man die Präparate nach Heidenhain's Angaben mit Eisen-Hämatoxylin behandelt, so nehmen die meisten Zellen eine gleichmässig graue, jene aber, die durch die Fixirungsflüssigkeit schon intensiv gebräunt waren, eine dunklere, schwärzlichgraue Färbung an.

Dieses eigenartige Verhalten gegen die verschiedenen Fixirungsflüssigkeiten vermehrt die diesen Zellen anhaftenden Besonderheiten. Da das Kaliumbichromat eine positive und recht auffallende Reaction hervorruft, so will ich die Zellen, die

ja sonst in keine der bestehenden Kategorien hineinpassen, vorläufig „chromaffine Zellen“ nennen.

Sind nun alle Zellen der Carotisdrüse chromaffin, oder sind die chromaffinen nur neben andersartigen vorhanden? Nach meiner Meinung sind alle specifischen Zellen der Carotisdrüse, d. h. jene Zellen, die eben die Carotisdrüse zu einem besonderen Organe oder Gewebe stempeln — die secundären Organbestandtheile wie Bindegewebe, Blutgefässe selbstverständlich ausgenommen — chromaffine Zellen. Zu Gunsten dieser Annahme lassen sich folgende Beobachtungen anführen. Hat man von einer lebenswarm in Kaliumbichromat gebrachten Carotisdrüse Präparate angefertigt, so findet man in den einzelnen Schnitten allerdings nur einzelne Gruppen von Zellen, die sich intensiv gelb gefärbt haben. Aber bei genauerem Zusehen überzeugt man sich leicht, dass auch viele andere Zellen in wechselnder Intensität gelb gefärbt sind und dass alle übrigen mindestens einen leicht gelblichen Farbenton behalten haben. Hat man in einer Kaliumbichromat-Formolmischung fixirt, so erscheinen so ziemlich alle Zellen gleichmässig braun. Bei nachträglicher Protoplasmafärbung erscheinen alle Zellen, von unbedeutenden Nuancen abgesehen, in dem gleichen Farbentone. Ferner will ich nochmals darauf hinweisen, dass die Zellen auf die meisten anderen Fixirungsflüssigkeiten in der Weise reagiren, dass die Zellsubstanz nicht mehr nachweisbar ist. Auch zeigen die Zellen bezüglich der Form, Grösse, Anordnung und des Kernes ein vollkommen übereinstimmendes Verhalten. Insbesondere möchte ich für die Annahme, dass die in Chrom gebräunten Zellen mit den übrigen gleicher Art seien, noch folgende Beobachtung anführen. In einer und derselben Zellgruppe, die vorwiegend aus lichten Zellen besteht, erscheint die eine oder andere der Zellen ohne sonstige Verschiedenheit von ihren unmittelbaren Nachbarinnen intensiv gelb gefärbt. In anderen Fällen, wo die Zellengruppen mehr in die Länge gezogen sind, besteht mitunter nur die eine Hälfte oder eine Zellreihe eines solchen Bälkchens aus stark gelb gefärbten Zellen, während die übrigen ihnen gegenüber fast ungefärbt erscheinen. Diese unmittelbare Aneinanderlagerung, diese directe Vermischung der nur durch die ungleiche Intensität der Chromreaction verschiedenen Zellen spricht ebenfalls für die Gleich-

artigkeit aller typischen Elemente der Carotisdrüse. (S. Figur 2 und 7 auf Tafel V.)

Diese Zellen nenne ich also chromaffin, weil sich ihre Zellsubstanz in Lösungen von Kaliumbichromat, nicht aber in anderen Fixirungsflüssigkeiten, conserviren lässt, wobei viele Zellen eine charakteristische Gelbfärbung annehmen. Auch aus der genauesten Betrachtung der Zellen an sich, dürfte ein Urtheil über ihr Wesen kaum zu gewinnen sein. Die eingehenden Beschreibungen der Autoren haben keine Entscheidung in dieser Richtung gebracht. Auf einige Momente möchte ich aber doch aufmerksam machen, die von Anderen, welche von anderen Gesichtspunkten ausgingen, wenig beachtet wurden.

Die Carotisdrüse der verschiedenen Thiere ist ein verschieden günstiges Object für die Untersuchung der zelligen Elemente. Am wenigsten geeignet hierfür fand ich die Carotisdrüse des Hundes. Hier tritt die Menge der Zellen gegen die zahlreichen Durchschnitte von Gefässen, namentlich kleiner Arterien, sehr zurück. Nur ganz spärlich treten die typischen Zellen auf und verlieren eben dadurch, dass bei diesem sporadischen Auftreten der Charakter ihrer Anordnung nicht zum Ausdrucke kommen kann, eines ihrer wichtigsten Kriterien. Besser eignet sich die Carotisdrüse der Katze, in welcher die zelligen Elemente derart überwiegen, dass sie den Charakter des Bildes bestimmen. Sie sind nur ziemlich klein. Es scheint, dass auch die Carotisdrüse des Menschen recht brauchbare Präparate geben kann. Nur war ich nicht in der Lage, mir auch vom Erwachsenen lebenswarmes Material für die Untersuchung zu verschaffen. Von dem mir zugänglichen Material kann ich die Carotisdrüse des Affen (Macacus rhesus) am meisten zum Studium empfehlen. Es ist vor allem die ansehnliche Grösse der Zellen, welche die Untersuchung wesentlich erleichtert. Was man an der Carotisdrüse anderer Thiere oft nur mit Mühe feststellen kann, bietet sich hier in sehr eindringlicher Weise sozusagen von selbst dar. Die nachfolgende Beschreibung bezieht sich vorwiegend auf die Carotisdrüse eines jungen Macacus rhesus, die in Kaliumbichromat-Formolmischung fixirt, Alaun-Cochenille durchgefärbt und nach Paraffineinbettung geschnitten worden war. In allen wesentlichen Punkten ist sie aber auch für die Carotisdrüse der anderen Säugethiere zutreffend.

Die Zellen sind von verschiedener, im Allgemeinen ansehn-

licher Grösse. Ihre Form ist mannigfach, prismatisch, cylindrisch, häufiger auch platt. Eine gewisse Aehnlichkeit mit Epithelzellen lässt sich nicht in Abrede stellen. Der Zellleib ist fein und gleichmässig granulirt. Der Kern ist gross, gekörnt, mit sehr deutlicher Kernmembran und einem Kernkörperchen. In der Regel ist er in der Einzahl vorhanden, es kommen aber auch zweikernige Zellen vor. In einigen Zellen ist der Kern so chromatinarm, dass die ausserdem ziemlich grosse Zelle mit ihrem feinkörnigen Protoplasma einer Ganglienzelle sehr ähnlich wird. Verstärkt wird dieser Eindruck noch dadurch, dass manche der Zellen, wie dies auch im benachbarten sympathischen Ganglion vorkommt, eine Zellhülle besitzen. Einzelne langgestreckte, dunkle Kerne schmiegen sich der Peripherie der Zelle dicht an, die dann auch deutlich von einer schmalen Grenzlinie umschlossen erscheint. Diese ist an den in der oben angegebenen Weise behandelten Präparaten leicht nachzuweisen. Die Zellen, deren Protoplasma durch die Chromatmischung fixirt ist und einen gelblichen Farbenton angenommen hat, heben sich sehr gut von der Umgebung ab. Man kann sie überdies durch eine etwaige Nachbehandlung mit Pikrinsäure noch deutlicher machen. Man sieht dann leicht, dass die Zellen nicht selten etwas geschrumpft und von der sie umscheidenden Hülle zurückgezogen sind, an welche nur noch einzelne Fortsätze der Zelle heranreichen. In dem von einer solchen kernhaltigen Hülle gebildeten Raume liegen mitunter zwei, auch mehrere, häufig nur eine einzige Zelle. Es ist überhaupt nur eine kleine Anzahl der Zellen von solchen Zellhüllen umschlossen. Die meisten liegen nackt im Zwischengewebe, welches allenthalben in feinster Vertheilung, nirgends in gröberen Zügen das Läppchen durchsetzt. Innerhalb des zellreichen Zwischengewebes liegen die typischen Zellen entweder ganz vereinzelt, allseitig an das Zwischengewebe angrenzend, oder in kleinen Gruppen von zwei oder drei, auch von fünf und sechs Zellen, die in kurzen Reihen oder rundlichen Häufchen derart gelagert sind, dass wohl jede Zelle mindestens mit einer ihrer Flächen dem Zwischengewebe anliegt. Die Anordnung ist ganz regellos. Bald grenzen die Zellen mit den Längs-, bald mit den Querflächen aneinander, bald ist die eine, bald die andere, mitunter sind mehrere oder alle Flächen dem Zwischengewebe zugewendet. Dieses Verhalten unterscheidet sie principiell von den Epithel-

zellen, die in gesetzmässiger Anordnung mit bestimmt charakterisirten Flächen dem Bindegewebe aufsitzen. Es fehlt die regelmässige Gruppirung, die Epithelformationen eigen ist und jene scharfe, gemeinsame Abgrenzung gegen das Nachbargewebe. Selbst im Bindegewebe, welches die einzelnen Läppchen der Carotisdrüse von einander trennt, kommen ihre typischen Zellen ganz vereinzelt vor. (S. Fig. 1 auf Taf. V.)

Einige der Zellen zeigen nun, was nach der früheren Auseinandersetzung zu erwarten war, einen durch die Chromatmischung auffallend gelb gefärbten Zellleib. Oft zeigt nur eine einzige Zelle inmitten ihrer Nachbarinnen diese Reaction, häufiger tritt sie in einer kleinen Gruppe von zwei bis drei benachbarten Zellen auf. In ihrem sonstigen Verhalten zeigen sie aber vollständige Uebereinstimmung mit den ungefärbten, oder richtiger schwach gelblich gefärbten Zellen. Einmal auf die Gelbfärbung aufmerksam gemacht, merkt man nämlich bald, dass sie in schwächerem Grade in sehr vielen Zellen aufgetreten ist. An manchen Zellen ist eine eigenthümliche Erscheinung zu beobachten, welche auf die Chromatwirkung bezogen werden darf. Es ist bekannt, dass Kaliumbichromat lichte Höfe um die Zellkerne erzeugt. Solche schmale Höfe sind hie und da sichtbar. Manchmal aber hat sich um den Kern herum ein weiter, heller Hof gebildet, und diesem liegt einseitig eine halbmondförmige Zone chromgelber Zellsubstanz an. Oder in einer zweikernigen Zelle liegen die Kerne einander diametral gegenüber an der Peripherie in hellen Räumen, und in der Mitte liegt, in biconcaver Form zusammengedrängt, der chromgelbe Zellleib. Diese Bilder, die unzweifelhaft Artefacte sind, sind nicht zu verwechseln mit jenen, die dadurch entstehen, dass wirklich eine grössere, schwach gefärbte Zelle von einer intensiv chromgelben haldmondförmig umfasst wird.

Besonders scharf treten die erwähnten Farbennuancen hervor, wenn die in der Kaliumbichromat-Formolmischung fixirten Präparate nachträglich mit Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain behandelt werden. Die chromgelben Zellen erscheinen dann sehr dunkel, die übrigen, deren Zellsubstanz durch das Chromat zwar fixirt, aber nur wenig gefärbt wurde, in verschiedenen Nuancen des Grau, und dies alles in so klarer Distinction, dass durch diese Nachbehandlung die Chromwirkung in allen ihren Intensitätsgraden erst recht verdeutlicht wird. Die dunkle Tönung

des Zellleibes lässt alle Zellen, nicht nur die vom Chrom gebräunten, schärfer hervortreten. Die einzelnen Zellen sind, bei sonst übereinstimmendem Habitus, von verschiedener Grösse. Mit der Verschiedenheit in der Grösse sind gewöhnlich auch andere Verschiedenheiten verknüpft. In den kleineren Zellen ist der Kern dunkel, ziemlich stark granulirt, in den grösseren nicht nur grösser, sondern auch heller, substanzärmer, mit einem deutlichen Kernkörperchen und einer scharf gezeichneten Membran ausgestattet, wodurch er dem bläschenförmigen Kerne einer Ganglienzelle ähnlich wird. Neben den Nerven und den unzweifelhaften Ganglienzellen, die sich in der Carotisdrüse des Macacus rhesus regelmässig finden, sind es gerade diese grösseren Zellen, die uns bei der Betrachtung des Organs immer wieder an eine Beziehung zum Nervensystem denken lassen. Es sind Zellen darunter, die man, wenn sie vereinzelt an einer anderen Localität gefunden würden, für Ganglienzellen ansprechen dürfte. Und doch sind sie sicher Zellen derselben Art, wie die kleineren, specifischen Carotisdrüsenzellen, von denen manche ihre Eigenart durch die starke Chromfärbung bekunden.

Es giebt übrigens ein gutes Mittel, die echten Ganglienzellen, die in jeder Carotisdrüse aufzufinden sind, auch von solchen Carotisdrüsenzellen zu unterscheiden, die die grösste Aehnlichkeit mit ihnen darbieten. Man wähle eine andere Fixirungsflüssigkeit, welche kein Chromat enthält, z. B. Sublimat. Die Ganglienzellen werden wie früher mit gut erhaltenem Zellleibe erscheinen, in den eigentlichen Carotisdrüsenzellen aber wird eine Zellsubstanz kaum mehr nachweisbar sein. Auch die specifischen Ganglienzellenfärbungen, wie etwa Nissl's Methylenblaumethode lassen die Nervenzellen leicht und sicher aus den Zellen der Carotisdrüse herausheben. Endlich will ich nicht unerwähnt lassen, dass die Kerne in manchen Zellen eine so enorme Grösse erreichen, dass man sie füglich als Riesenkerne bezeichnen könnte.

Auch in der Carotisdrüse des Menschen sah ich wiederholt Kerne von auffallender Grösse. Im Allgemeinen aber war das Material, das mir namentlich vom erwachsenen Menschen zu Gebote stand, nicht sehr günstig, da ich mir dasselbe nicht in lebenswarmem Zustande zu verschaffen vermochte. Ich konnte aber doch mit Sicherheit feststellen, dass die Zellen im Grossen

und Ganzen ein dem eben beschriebenen gleiches Verhalten darbieten. In der Carotisdrüse junger menschlicher Individuen fand ich immer einige Zellen, deren Grösse das Durchschnittsmass weit übertraf. Auch die Chromreaction ergiebt ähnliche Resultate. Es gelang mir zwar nicht, eine leuchtende, aber doch eine deutliche Gelbfärbung in einzelnen Zellen und Zellgruppen hervorzurufen, während die übrigen Zellen einen leicht graugelblichen Farbenton annahmen.

Bei der Katze bestehen die einzelnen Zellgruppen aus einer grösseren Anzahl von Zellen. Hat man in der Kaliumbichromat-Formolmischung fixirt, so erscheinen so ziemlich alle Zellen gleichmässig gebräunt und gut erhalten. Schrumpfungsbilder sind äusserst selten. Dagegen vermisst man die nach anderen Fixirungsflüssigkeiten, wie Sublimat, Sublimat-Pikrinsäure, Flemming's Gemisch so scharf hervortretenden Zellgrenzen. Die Zellen sind weit kleiner als beim Affen, von der Durchschnittsgrösse polygonaler Epithelzellen. Der Zellleib ist gleichmässig und fein granulirt. Der Kern ist relativ gross. Nach Chromat-Formolfixirung besteht, besonders bei neugeborenen und wenige Tage alten Thieren, auch hier eine gewisse Aehnlichkeit zwischen den Organzellen, besonders wenn diese vereinzelt liegen, und den kleinen Ganglienzellen, die zahlreicher in den peripheren Partien, vereinzelt im Inneren des Organes, regelmässig vorkommen.

Das Bild ändert sich einigermassen, wenn man reine Kaliumbichromatlösung zur Fixirung verwendet. Man überzeugt sich zunächst leicht, dass die Zellsubstanz aller Zellen erhalten blieb, was man mit anderen Fixirungsflüssigkeiten, die Kaliumbichromat nicht enthalten, nicht erreicht. Einige Zellen, gewöhnlicher einige Zellgruppen von zwei bis sechs und mehr Zellen erscheinen leuchtend gelb gefärbt. Die Zahl der intensiv chromgelben Zellen ist bei der Katze immer ziemlich bedeutend; in jedem Durchschnitte findet man einige Häufchen derselben. Der Unterschied zwischen den nur schwach gelben und den intensiv gefärbten Zellen tritt bei Nachfärbung mit Pikrinsäure sehr zurück. Durch diese werden alle Zellen ziemlich gleichmässig gelb gefärbt, die stark chromgelben in einem kräftigeren Farbentone. Der Zellleib erscheint nach der Behandlung mit Kaliumbichromat ganz homogen. Die Zellen sind

meist geschrumpft, liegen dann nicht mehr unmittelbar aneinander und zeigen Spitzen und Fortsätze, was ebenfalls auf die Wirkung der Fixirungsflüssigkeit bezogen werden muss. Bei neugeborenen Thieren ist der Zellleib wenig ansehnlich; er umsäumt als schmale gelbe Zone den relativ grossen Kern. Bei älteren Thieren ist er grösser, nicht selten stark in die Länge gezogen, hie und da mit deutlichen Fortsätzen versehen.

Beim Kaninchen sind die Zellen zumeist in kurzen Strängen angeordnet, die gewöhnlich nicht mehr als zwei bis drei Zellen breit sind. Die chromgelben Zellen liegen nicht so gesondert, wie man dies bei der Katze gewöhnlich findet, sondern sie bilden im engsten Verbande mit anderen, nicht gelb gefärbten zusammen ein Zellnest, eine kleine Gruppe, ein kurzes Bälkchen. (S. Fig. 7 auf Taf. V.) Dabei grenzen die chromgelben und die ungefärbten so unmittelbar aneinander, ist die Vermischung der verschiedenfarbigen Zellen so innig, dass an ihrer Gleichartigkeit ein Zweifel gar nicht aufkommen kann, zumal sie sich ausser durch die verschiedene Chromfärbung in nichts unterscheiden. Beim Kaninchen sah ich ferner, was ich auch beim Menschen wiederholt beobachten konnte, dass Zellen mitunter so dicht aneinander liegen, dass sie förmlich mit einander verschmolzen zu sein und ihre Kerne in einer einheitlichen Protoplasmamasse zu liegen scheinen.

Bei der Ratte ist die Menge des Zwischengewebes sehr gering. Die Zellen liegen in rundlichen Gruppen, welche von zelligen Scheiden umschlossen werden und dicht aneinander grenzen, in geringer Anzahl, zu zweien, dreien beisammen. Bei der Ratte vermisst man, ebenso wie beim Meerschweinchen und der Maus eine stärkere Gelbfärbung der Zellen durch Chromatlösungen.

Im Voranstehenden wurde der Kürze halber immer nur von Zwischengewebe gesprochen. Dasselbe setzt sich zusammen aus dem bei verschiedenen Thieren in wechselnder Menge vorhandenen Bindegewebe, reichlichem Nervengewebe und zahlreichen Blutgefässen. Welche Verschiedenheiten bei den einzelnen Typen bezüglich der Menge und der Vertheilung von Bindegewebe, Gefässen und Nerven bestehen, habe ich bereits früher erwähnt. Es erübrigt nur noch, die Verhältnisse innerhalb der einzelnen Gruppen und Körner, der letzten Untereinheiten des Ganzen ge-

nauer zu besprechen und namentlich die Beziehungen der zelligen Elemente zum Zwischengewebe genauer zu erörtern.

Eine scharfe Abgrenzung der letzten Unterabtheilungen kommt nur in einzelnen Fällen vor. So sind die Zellballen beim jungen Schweine und der Ratte z. B. durch zellige Hüllen von einander getrennt. Aber im Allgemeinen besteht eine so allseitige Umgrenzung der Zellballen nicht. Das Zwischengewebe dringt auch in das Innere der Zellansammlungen ein und theilt die bei oberflächlicher Betrachtung einheitlich erscheinenden Zellhaufen in kleinste Gruppen von zwei bis drei Zellen oder umschliesst sie einzelnweise. Strenge genommen kann von irgend einer ge setzmässigen Gruppirung als charakteristischer Anordnung der Elemente der Carotisdrüse nicht die Rede sein. Es liegt nicht in der specifischen Art dieser Zellen mit ihresgleichen in bestimmte Verbände zu treten. Die Zellen liegen vielmehr ganz vereinzelt oder in regellosem Nebeneinander oder hie und da auch in mehr regelmässiger Anordnung im Zwischengewebe. Das Bindegewebe bildet gleichsam ein Fachwerk, oder ein Reticulum, in welches die Zellen einzeln oder zu mehreren eingelagert sind. Ein protoplasmatisches von Zellausläufern gebildetes Reticulum, welches Schaper erwähnt, kann ich nicht finden.

Die Gefässe lösen sich in ein dichtes Netz von Capillaren auf, die auch in die Zellballen eindringen und namentlich dort, wo die Menge des eindringenden Bindegewebes gering ist, in nahen Contact mit den Zellen treten. Aber eine besondere Beziehung letzterer zu den Gefässen, ein von der Vascularisation anderer Organe principiell abweichendes Verhalten ist nicht zu constatiren. Mit Schaper finde ich vielmehr, dass alle Gefässe von den ihnen zukommenden Wandelementen ausgekleidet sind und auch die Capillaren ihrer typischen Endothelbekleidung nicht entbehren.

Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten der Nerven. Ihre Beziehung zu den Zellen ist eine sehr innige und gewiss charakteristischer als die zu den Gefässen. Schon die Menge der in dem Organe sich vertheilenden Nervenfasern ist eine überraschend grosse. Nach den Resultaten, die ich mit Osmiumbehandlung und mit der Weigert'schen Markscheidenfärbung erhielt, muss ich sagen, dass es sich vorwiegend um marklose Nervenfasern handelt. Doch scheinen auch in diesem Punkte

Verschiedenheiten nach den einzelnen Species vorzukommen. So ist bei der Katze die Menge der markhaltigen Nervenfasern, wenn sie die der marklosen auch nicht erreicht, doch immerhin eine ansehnliche. Die Nerven verzweigen sich in feinster Vertheilung im Inneren des Organes, und ihre Fasern dringen auch in die Zellhaufen ein, wo sie zwischen den Zellen sichtbar werden. *Die innige Beziehung zwischen Nervenfasern und Carotisdrüsenzellen* geht aus einer Reihe von Beobachtungen aufs deutlichste hervor.

Wenn man die Carotisdrüse an Querschnitten untersucht, so findet man, ehe man noch des eigentlichen Organes ansichtig wird, ein dichtes Nervengeflecht an der Stelle, wo es in den nächsten Schnitten erscheinen wird. Innerhalb der dieses Geflecht bildenden Nerven finden sich immer mehr oder weniger Ganglienzellen vom Charakter der sympathischen. Nach und nach treten Gruppen von Carotisdrüsenzellen in immer zunehmender Menge innerhalb des Geflechtes auf. Solche Stellen, an denen die Zellgruppen noch vereinzelt liegen, sind die günstigsten, um sich davon zu überzeugen, dass *Gruppen von Carotisdrüsenzellen, ganz ähnlich wie Nervenzellen in den Verlauf der Nerven eingeschaltet* sind. Ich will zugeben, dass man an Längsschnitten, namentlich schmälerer Nerven mitunter zweifeln kann, ob es sich um eine Einlagerung oder eine nahe Anlagerung handle. Aber an Querschnitten wird man wiederholt volle Klarheit darüber gewinnen können, dass innerhalb des typisch begrenzten Nervenquerschnittes Carotisdrüsenzellen eingelagert vorkommen. Es könnte jemand diese Thatsache auch so aufzufassen versucht sein, dass es sich um eine Gruppe von Zellen handle, in welche, wie dies ja auch von anderen Autoren erwähnt wird, Nervenfasern eindringen. Wenn man nun aber thatsächlich einen Nerven in grösserer Ausdehnung verfolgen kann und sieht, wie er, ohne seinen Durchmesser und seine Begrenzung zu ändern, jetzt einige wenige Carotisdrüsenzellen einschliesst, dann eine Strecke gar keine und endlich von solchen Zellen ganz erfüllt ist, so scheint mir die Auffassung berechtigter, dass es sich um eine zellige Einlagerung in den Nerven handle. Beim Menschen und fast allen untersuchten Thieren, bei der Katze, beim Affen und Kaninchen, konnten bei Abnahme der Zellhaufen und bei dem hiemit verknüpften deutlicheren Hervortreten des

Nervengeflechtes mit aller Sicherheit Carotisdrüsenzellen in den Verlauf der Nerven eingestreut aufgefunden werden.

Regelmässig sind in diesen Nervenbündeln auch Ganglienzellen, mitunter in Gesellschaft von Carotisdrüsenzellen anzutreffen. Letzteres konnte ich beim jungen Schweine und Kaninchen beobachten. Bei letzterem Thiere sind die beiden Zellarten schon darum leicht auseinander zu halten, weil die sympathischen Ganglienzellen in der Regel grösser und zweikernig sind und andererseits unter den kleineren Carotisdrüsenzellen immer die eine oder die andere stark chromgelb gefärbt ist.

Sollte noch ein Zweifel darüber bestehen, ob die zellige Einlagerung aus Zellen der Carotisdrüse bestehe, so lehrt die Serie der Schnitte, dass es sich um nichts Anderes handelt. Die Zellhaufen werden immer grösser und zahlreicher, rücken einander immer näher, das Nervengeflecht wird immer feiner und dichter. Nun lässt sich das gegenseitige Verhalten von Nerven und Zellen nicht mehr so leicht übersehen, und man kann es mit Schaper auch so auffassen, dass sich die in das Organ eindringenden Nerven in feine Zweigchen auflösen, die auch in die Zellballen eindringen. Von den oben geschilderten Beobachtungen ausgehend, könnte man aber auch sagen: Zahlreiche Nerven, denen Ganglienzellen und chromaffine Zellen auch schon während des Verlaufes eingelagert sind, lösen sich in ein dichtes, gemeinsames Faserwerk auf, dem eine Unzahl chromaffiner Zellen in unregelmässiger Weise, einzeln oder in Gruppen eingestreut ist. Diese beiden Auffassungen drücken einen principiellen Gegensatz aus. Nach der ersten sind die Zellballen als eine vom Nervensystem unabhängige Bildung, wie etwa Drüsenbläschen, aufzufassen, in welche aber secundär Nervenfasern eindringen; nach der zweiten ist die Beziehung von Nervenfasern und Zellen als eine vom Anfang an gegebene, fixe gedacht; beide, Nerv und Zelle, sind eine gewebliche Einheit. So aufgefasst, gewinnt die Anordnung eine gewisse Aehnlichkeit mit der eines sympathischen Ganglions.

Bei manchen Thieren, z. B. beim Kaninchen, dessen Carotisdrüse kein compaktes, einheitliches Organ darstellt, sind auch bei voller Entfaltung derselben noch immer unschwer einzelne Nervenstämmchen herauszufinden, welche die typischen Zellen führen. Aber auch bei der Katze, deren Carotisdrüse

ich als ein Beispiel des compacten Typus hinstellte, sind in einzelnen Zellanhäufungen inmitten des Organes die Nervenfasern so unvermittelt neben und zwischen den Zellen und mit diesen gemeinsam umscheidet anzutreffen, dass die durch die obigen Beobachtungen gewonnene Vorstellung, dass die Carotisdrüsenzellen in das Nervenfasernetz eingebettet sind, immer auf's Neue befestigt wird. (S. Fig. 5 und 6 auf Taf. V.) Verfolgt man die Serie bis an's Ende der Carotisdrüse, so nehmen die Zellhaufen wieder ab, und schliesslich kommt wieder ein Netzwerk von Nervenbündeln zum Vorschein, die noch hie und da einzelne Gruppen chromaffiner Zellen und regelmässig Ganglienzellen einschliessen. (Bei einigen Nagethieren, Ratte, Meerschweinchen, findet man an der Peripherie des Organes, im Bindegewebe zwischen den Nervenstämmchen nicht selten kleinere, lymphoide Ansammlungen und einige Fettzellen.)

So drängen die Beobachtungen dazu, eine nahe Beziehung zwischen Carotisdrüse und Nervensystem anzunehmen. Ist man einmal auf diese Vermuthung gekommen, dann wird man auf zahlreiche Thatsachen aufmerksam, die zu ihren Gunsten sprechen. Man findet in einzelnen sympathischen Nervchen in der Nachbarschaft der Carotisdrüse, aber doch völlig unabhängig, mitunter sogar in ziemlicher Entfernung von ihr, Ansammlungen desselben Gewebes, Zellen ganz desselben Charakters. (S. Fig. 8 auf Taf. V.) Da es sich manchmal nur um eine kleine Anzahl handelt, die inmitten eines ziemlich starken Nerven liegen, so ist hier jeder Zweifel daran ausgeschlossen, dass es sich um Zellen handelt, die nach Art von Ganglienzellen in den Verlauf eines Nerven eingeschaltet sind. Diese Zellen sind aber keine Ganglienzellen, sondern chromaffine Zellen, Zellen derselben Art, wie sie der Carotisdrüse eigen sind, von demselben Habitus und denselben Reactionen. In der Regel wird man auch einzelne von ihnen oder alle intensiv chromgelb gefärbt finden. Die Identität solcher von der eigentlichen Carotisdrüse entfernten zelligen Einlagerungen mit dem Gewebe der Carotisdrüse wird durch die Fälle bestätigt, in denen man den Uebergang desselben aus dem Hauptorgane in die benachbarten Nerven direct verfolgen kann.

In dem benachbarten Ganglion sympath. cervic. supr. sind in der Regel einzelne, bei manchen Thieren zahlreiche

Häufchen von Zellen eingelagert, die als von den typischen Bestandtheilen des Ganglions verschiedene, aber den Zellen der Carotisdrüse ganz gleichwerthige Elemente angesehen werden müssen. Dass es sich um nichts Anderes handelt, geht unzweifelhaft aus folgenden Beobachtungen hervor, zu denen mir die Carotisdrüse eines jungen Kätzchens das Material lieferte.

Von der Carotisdrüse, die im Uebrigen einen einheitlichen Körper formirt, ist ein Knötchen abgetrennt und liegt der Peripherie des Organs an. Es liegt auch unmittelbar an einem Nerven, der in Begleitung eines Blutgefässes an jener Stelle in die Carotisdrüse eintritt. Im Verlaufe der Serie rückt dieses Knötchen immer weiter von der Carotisdrüse ab und näher gegen das Ganglion hin. Endlich liegt es diesem dicht an. Bald aber findet man, immer noch in der Continuität mit dem Knötchen, Häufchen von Carotisdrüsengewebe im Ganglion selbst, zunächst unter der Kapsel, dann immer tiefer im Inneren desselben, schliesslich in der Mitte des Ganglions an verschiedenen Stellen. Es geht thatsächlich ein fast continuirlicher Zug von Carotisdrüsengewebe zum sympathischen Ganglion oder umgekehrt, und es unterliegt keinem Zweifel, dass die im obersten sympathischen Halsganglion regelmässig und an mehreren Stellen aufzufindenden Zellhaufen, die sich ohnedies als chromaffine Zellen mit allen ihnen zukommenden Merkmalen erweisen, gleichzusetzen sind jenem specifischen Gewebe, welches die Carotisdrüse zusammensetzt.

Es ist überaus leicht, sich vom Vorkommen der chromaffinen Zellen in den sympathischen Ganglien zu überzeugen. Wenn man das oberste Halsganglion einer Katze — der leichteren Uebersicht wegen ist ein junges Thier vorzuziehen — nach der Behandlung mit einer Kaliumbichromat-Formolmischung in Serienschnitte zerlegt, wird man immer in mehreren Schnitten Gruppen chromaffiner Zellen finden. (S. Fig. 9 auf Taf. V.) Auch beim Kaninchen findet man sie gewöhnlich, und auch bei Macacus rhesus konnte ich mich von ihrem Vorkommen überzeugen.

Nicht immer sind Häufchen, mitunter sind nur vereinzelte chromaffine Zellen im Ganglion anzutreffen. In diesem Falle wird man allerdings nur dann auf sie aufmerksam, wenn sie deutlich gelb gefärbt sind. Nach anderen als nach Chromat-

fixirungen oder wenn die Gelbfärbung nicht ausgesprochen ist, wird man die verstreuten einzelnen chromaffinen Zellen leicht übersehen. Die Häufchen aber sind sehr auffallend, ganz abgesehen davon, dass immer einige, manchmal alle Zellen intensiv chromgelb gefärbt erscheinen. Im Uebrigen zeigen sie dieselbe regellose Anordnung wie in der Carotisdrüse. Mitunter aber liegen sie weniger dicht, und dann treten die zwischen ihnen verlaufenden Nervenfasern deutlich hervor.

Das Vorkommen der für die Carotisdrüse specifischen Elemente in sympathischen Nerven und Ganglien lässt vermuthen, dass die Aehnlichkeit, die wir im Aufbau der Carotisdrüse mit dem eines Ganglions zu finden glauben, doch nicht rein äusserlich, sondern vielmehr im Wesen ihrer Elemente begründet sei, dass diese vielleicht in nahverwandtschaftlicher Beziehung zum Nervensysteme stehen.

Prüft man alle bisher vorliegenden Thatsachen von dem Gesichtspunkte aus, dass in der Carotisdrüse ein Organ vorliegt, welches in naher Beziehung zum Nervensysteme steht, so wird man sie mit dieser Annahme gut vereinbar finden. Alle Untersucher haben den grossen Reichthum an Nervenfasern auffallend gefunden, die in das kleine Organ eindringen. Wo eine Art Hilus gebildet ist, treten die Nerven vorwiegend durch diesen, sonst aber von verschiedenen Punkten des Umkreises in mächtigen Zügen, hauptsächlich markloser Fasern, ein. Bald lösen sie sich in feinere Aeste auf, die man noch eine Strecke weit in verschiedenster Verlaufsrichtung verfolgen kann, um endlich in feinster Vertheilung die Zellansammlungen zu durchdringen oder die Zellen zwischen ihre Fäserchen aufzunehmen. Die eindringenden Nerven enthalten immer Ganglienzellen, bei manchen Thieren, z. B. der Katze, in grosser Menge. Die meisten derselben liegen in den gröberen Bündeln an der Peripherie des Organes. Aber auch im Inneren wird man sie, wenn auch vereinzelt, regelmässig aufzufinden vermögen. Sehr bezeichnend erscheint es mir, dass unzweifelhafte Ganglienzellen mitunter in directem, unmittelbaren Contacte mit den chromaffinen Zellen stehen, dass eine scheinbar einheitliche Zellgruppe sich aus zweierlei Elementen zusammengesetzt erweist, aus eigentlichen Carotisdrüsen — und echten Ganglienzellen. Letztere zeigen mannigfache Besonderheiten, einige besitzen Zellscheiden,

andere nicht, und gleichen in ihrem Verhalten überhaupt denen der sympathischen Ganglien, mit denen man sie wegen der Nähe des obersten Halsganglions leicht vergleichen kann. Um vor Irrungen jedenfalls sicher zu sein, verwendete ich an Controllepräparaten zur Darstellung der Ganglienzellen Nissl's Methylenblaufärbung, welche die charakteristischen Schollen in denselben verdeutlichte.

Die Menge der eindringenden Nervenfasern ist viel zu gross, als dass man sie einfach als die zur nervösen Versorgung des Organes nöthige in Anrechnung bringen könnte. Der unverhältnissmässige Reichthum an Nervenfasern drückt dem Organ von vornherein den Stempel eines zum Nervensystem in Beziehung stehenden auf. Wir kennen wenigstens keine anderen Organe als diejenigen, in denen die nervösen Elemente das Primäre, Organbestimmende darstellen, in welchen sich eine solche Menge nervöser Elemente fände, dass die Zellen zwischen Nervenfasern förmlich eingebettet erscheinen.

Es sei ferner nochmals daran erinnert, dass die Carotisdrüsenzellen mancher Thiere, z. B. des Macacus rhesus, eine unverkennbare Aehnlichkeit mit Ganglienzellen besitzen, wenn sie auch in wichtigen Merkmalen sich als von den bekannten Nervenzellen verschiedene Gebilde erweisen. Ferner will ich nochmals hervorheben, dass Ganglien- und Carotisdrüsenzellen sich innerhalb des Organes mitunter in so unmittelbarem Contacte, in so directer Aneinanderlagerung finden, wie dies von heterogenen Zellen kaum erwartet werden dürfte. In den Bündeln des Nervengeflechtes, das an der Peripherie der Carotisdrüse deutlich hervortritt, sind Gruppen von Carotisdrüsenzellen eingelagert, wie dies sonst nur von Ganglienzellen bekannt ist. Uebrigens treten diese auch in Gemeinschaft mit den chromaffinen Zellen im Verlaufe der Nerven auf. Sympathische Nerven, auch in grösserer oder geringerer Entfernung von der Carotisdrüse, enthalten deutliche Gruppen chromaffiner Zellen. Im obersten sympathischen Halsganglion kommen ferner regelmässig Häufchen derselben Zellen vor. Diese stimmen nicht nur in allen jenen Merkmalen, welche die Elemente der Carotisdrüse charakterisiren, mit diesen überein, sondern es ist unter Umständen auch möglich, den directen Zusammenhang zwischen einem solchen intraganglionären Zellhaufen und der Carotisdrüse

nachzuweisen. Uebrigens sind die charakteristischen Merkmale zahlreich und bezeichnend genug, dass an der Identität der im Ganglion eingeschlossenen chromaffinen Körperchen und der Zellgruppen der Carotisdrüse nicht gezweifelt werden kann. Wie ferner einzelne Ganglienzellen neben chromaffinen Zellen in den Nerven und der Carotisdrüse sich finden, so sind auch ganz vereinzelte chromaffine Zellen im Ganglion neben den echten Ganglienzellen verstreut.

Hält man an dieser sich in so mannigfacher Weise manifestirenden Analogie von Nervenzelle und chromaffiner Zelle fest, so erscheint es weniger überraschend, dass einzelne Nerven chromaffine Zellen führen, so wie die sympathischen Nerven weit ab vom Ganglion noch Nervenzellen einschliessen. Es wird uns dann nicht sonderlich auffallen, dass einzelne Gruppen von Carotisdrüsengewebe, losgelöst vom Hauptorgane, isolirt auftreten, dass das Organ manchmal aus mehr discreten Häufchen gebildet wird, die gar nicht zu einem einheitlichen Organe zusammengefasst erscheinen; dass es sich bei weniger dichter Anordnung mitunter eher wie ein Nervengeflecht mit eingelagerten Zellen, als wie ein vorwiegend zelliges, parenchymatöses Organ darstellt. Aber auch in den Fällen, in welchen der Typus eines compacten parenchymatösen Baues vorliegt, ist die Regellosigkeit in der Gruppirung der Zellen, der Mangel einer bestimmten Achsenstellung zum Bindegewebe, das Vorkommen ganz isolirter Zellen im Zwischengewebe, das Auftreten einiger chromaffiner Zellen in der Umgebung nunmehr leichter verständlich.

Endlich will ich noch erwähnen, dass bei Föten und neugeborenen Thieren, bei denen die Zellen der Carotisdrüse mit schmalem Zellleibe und relativ grossem Kerne in dichten Gruppen beisammen liegen, auch im sympathischen Ganglion ähnliche Gruppen dichtgedrängter Zellen in Menge vorkommen. Bei anderen z. B. bei Macacus rhesus sind Zellen vom Aussehen der Carotisdrüsenzellen, die sich von den übrigen Nervenzellen durch geringere Grösse und stärkere Granulirung des Kernes unterscheiden, reichlich im sympathischen Ganglion, allenthalben zwischen den Ganglienzellen der gewöhnlichen Form vorhanden. Diese beiden Beobachtungen seien nur der Vollständigkeit wegen mitangeführt. Es liegt mir fern, da sichere Kriterien in diesen

Fällen mangeln, aus ihnen meiner Auffassung günstige Schlüsse zu ziehen.

So brachte mich die Untersuchung des ausgebildeten Organes auf den Gedanken, dass die Carotidendrüse in innigster Beziehung zum Nervensystem stehen müsse. Diese erschloss ich aus dem auffallenden Reichthum an Nervenfasern, dem Vorkommen von Ganglienzellen neben den typischen Elementen; aus dem intraneuralen und intraganglionären Auftreten von Zellgruppen, die denen der Carotisdrüse geweblich gleichzusetzen sind und endlich aus meinen früheren Erfahrungen, nach welchen die chromaffinen Zellen als ein allgemein verbreiteter Bestandtheil des sympathischen Nervengewebes überhaupt anzusehen sind.

Diese Anschauung war mit den vorliegenden Angaben über die Entwicklung der Carotisdrüse nicht in Einklang zu bringen. Hatte sich doch als übereinstimmendes Resultat der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung ergeben, dass sich die Carotisdrüse in ihren Anfangsstadien als eine Verdickung der Gefässwand darstelle.

Es war also geboten, da ich an der Richtigkeit meiner Beobachtungen nicht zweifeln konnte und die Resultate derselben mit jener Anschauung nicht in Einklang zu bringen waren, dass ich mir aus eigenem Augenschein ein Urtheil über die Entwicklung zu bilden suchte.

Die Untersuchungen nahm ich vorwiegend an Schweineembryonen vor und zog nur zum Vergleiche auch einige Embryonen von Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen, Katze und Hund heran.

Ich kann vorweg nehmen, dass die Zweifel, welche die Incongruenz zwischen meinen histologischen und den vorliegenden embryologischen Ergebnissen hervorrufen mussten, bald der Ueberzeugung Platz machten, dass durch genauere Verfolgung der Entwicklung meine früher geäusserte Ansicht augenscheinlich bestätigt wird.

Die wiederholten Missgriffe, welche die embryologische Forschung auf der Suche nach der Anlage der Carotisdrüse that, sind darauf zurückzuführen, dass der definitive Bau des Organes nicht bekannt war. Man hatte je nach dem gewählten Standpunkte die Wahl, was man aus der an der entsprechenden Stelle zusammengedrängten Vielheit von Gewebsbildungen herausgreifen

und zur Anlage der Carotisdrüse machen wollte. Ob und wie sich aus dieser das fertige Organ thatsächlich herausbilde, hat wohl selten jemand genauer untersucht.

Die einen, Stieda (71) an der Spitze, bezeichneten in allzugrossem Vertrauen auf die Luschka'sche Bezeichnung „Drüse“, ein branchiogenes Epithelkörperchen, meist jenes, das von der dritten inneren Kiemenfurche stammt und mit Thymusgewebe in Zusammenhang steht, als die embryonale Carotisdrüse. Es stellte sich aber heraus, dass aus diesem Gebilde sich die von Sandström beschriebene sog. Parathyreoidea entwickelte, also jenes Organ, das ich „äusseres Epithelkörperchen der Schilddrüse“ nannte und von dem ich behauptete, dass es ein in seinem ursprünglichen Gewebstypus verharrendes Organ eigener Art sei. Diese Behauptung wurde durch eine grosse Reihe von Autoren bestätigt, und nach dem übereinstimmenden Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Prenant, Jacoby, Groschuff, Simon, Verdun u. A. wäre für dieses jetzt der Name „Parathymus“ (Groschuff) d. h. corpus epitheliale parathymicum zu wählen. Maurer ist wohl der einzige, der auch heute noch die Carotisdrüse aus einem Epithelkörperchen ableitet.

Da also für die Luschka'sche Drüse keine epitheliale Anlage nachweisbar war, kam die gegnerische Auffassung Arnold's vom Gefässcharakter der Carotisdrüse wieder zu Ansehen. Infolgedessen lenkte sich die Beachtung der früher vernachlässigten Angabe Kastschenko's wieder zu, nach welcher sich die Carotisdrüse aus einer Verdickung der Gefässwand der Carotis interna entwickeln sollte. Alle neueren Untersucher ausser Maurer (49) stehen auf diesem Standpunkte. Aber bloss Marchand (46) und Paltauf (59) versuchten, die Entwicklung der Carotisdrüse aus dieser Anlage heraus thatsächlich zu verfolgen. Alle anderen begnügten sich eigentlich damit, das Vorhandensein der Gefässverdickung zu bestätigen. Diese aber als Anlage der Carotisdrüse zu bezeichnen, waren sie, strenge genommen, nicht berechtigt. Sie thaten es im guten Glauben, im Vertrauen auf die neueren Darstellungen, im Anschlusse an Marchand und Paltauf und mangels jeder anderen sonst nachweisbaren Anlage.

Wer die hier in Frage kommenden Verhältnisse in frühen

Entwicklungsstadien studirt hat, kennt die Schwierigkeit der Lösung. Es schienen mir daher, da meine histologischen Untersuchungen plausible Resultate ergeben hatten, die vorliegenden embryologischen Angaben nicht ausreichend, meine Ergebnisse in Frage zu stellen. Ich glaubte, eher die Richtigkeit der letzteren in Zweifel ziehen zu dürfen und eine Nachprüfung wenigstens soweit vornehmen zu sollen, als sie für die Erledigung der Hauptfrage nöthig schien.

Die Verdickung der Gefässwand der Carotis interna war leicht zu bestätigen, ebenso das aus dieser Arterie hervorgehende Gefässgeflecht. Die Bemühungen aber, aus diesem Material die Carotisdrüse hervorgehen zu sehen, führten zu Resultaten, die mit meiner Auffassung gut vereinbar sind, zur Ueberzeugung vom nervösen Ursprunge des Organes.

Die untersuchten Embryonen wurden zum Theile in Zenker-scher Mischung, die sich auch für embryologische Zwecke als sehr brauchbar erwies, zum Theile in Sublimat-Platinchloridlösung, einige ältere auch behufs der Auffindung chromaffiner Zellen in Kaliumbichromat-Formolmischung eingelegt. Die für die Untersuchung nöthigen Partien wurden herausgeschnitten, in Alauncochenille oder Hämalaun durchgefärbt, in Serienschnitte von 10 μ Dicke zerlegt und mitunter noch mit einem Säurefuchsin-Pikrinsäuregemisch oder Orcein nachgefärbt.

Kastschenko gibt an, dass er die Anlage der Carotisdrüse zuerst bei Schweineembryonen von 14—15 mm N. L. als eine Verdickung der Adventitia der Carotis interna gleich an der Theilungsstelle der Carotis communis gesehen habe. Diese Verdickung ist zwischen dem Ganglion plexiforme nervi vagi und dem Schlunde angelegt. Dorsalwärts liegt das Ganglion primum nervi sympathici. Die Anschwellung ist sehr innig mit den beiden Nervenknoten, besonders mit dem ersten verbunden und von vielen Nervenfasern durchkreuzt.

Der jüngste Embryo, den ich untersuchte, entsprach ungefähr diesem Stadium. Er mass 16 mm N. S. Länge. Auf jüngere Stadien zurückzugreifen, war, wie sich bald zeigen wird, für den angestrebten Zweck nicht nöthig. Ueber der Theilungsstelle ist die Wand der Carotis interna, welche der ventralen Fläche des Ganglion vagi nahe anliegt, ansehnlich verdickt. Besonders aber möchte ich darauf aufmerksam machen, dass schon in diesem

frühen Stadium innerhalb der Verdickung, besonders an der dorsalen Partie, kleine Gefässlumina sichtbar sind. Das Lumen der Carotis interna verliert bald seine runde, regelmässige Begrenzung und steht durch ausstrahlende Divertikel mit diesen Gefässchen in Verbindung. Aus dem Vagusganglion sowohl als aus dem Ganglion sympathici gehen Nerven ab, welche die Gefässwand umhüllen. Die Zellen des ersteren sind schon deutlich von denen des letzteren durch bedeutendere Grösse verschieden. Nichts spricht dafür, dass in dieser circulären, mehrschichtigen Zellscheide, welche die Wand der Carotis interna unmittelbar über der Theilungsstelle bildet, die Anlage der Carotisdrüse zu suchen sei.

Von Embryonen von 25 mm (grösste Länge) gewinnt man sehr günstige Präparate für die Demonstration jener eigenthümlichen Veränderung, welche das Anfangsstück der Carotis interna erfährt.. Die Zunahme der zelligen Elemente der Wand beginnt unmittelbar an der Theilungsstelle. An Querschnitten, welche diese gerade treffen, sieht man ein dorsoventral gerichtetes, sanduhrförmiges Gefässlumen. Die dorsale Erweiterung gehört bereits der Carotis interna, die ventrale der C. externa an. Schon jetzt ist die dorsale, den Ganglien zugekehrte Gefässwand um ein Mehrfaches verdickt gegenüber der ventralen. Auch wenn die Trennung der beiden Gefässe bereits durchgegriffen hat, bleibt die Verdickung zunächst auf den dorsalen Abschnitt der Gefässwand beschränkt, so dass das Gefässlumen eine stark excentrische, ventrale Lage erhält. Aber die Anschwellung stellt durchaus keine solide Zellmasse dar, sondern ist von einer relativ grossen Zahl von Gefässchen durchsetzt, welche auf einem Querschnitte in verschiedenster Richtung getroffen sind. Je weiter man sich von der Theilungsstelle entfernt, desto mehr rückt die Anschwellung an die mediale Seite, immer in derselben Weise von zahlreichen Gefässen durchbohrt. Das Lumen der Carotis interna selbst rückt mehr gegen das Centrum und erhält nun ein eigenthümliches Aussehen. Die regelmässige, rundliche oder elliptische Begrenzung desselben schwindet. Zahlreiche Divertikel dringen radienförmig in die dicke Gefässwand ein und stellen die Verbindung mit den Gefässlacunen derselben her. Schliesslich ist es der ventrale Abschnitt der Gefässwand, der die grösste Dicke hat. Demzufolge liegt

das Hauptlumen, das neuerdings seine regelmässige Form gewonnen hat, stark dorsalwärts verschoben. (S. Fig. 8 auf Taf. IV.) Dann schwindet die Wandverdickung sammt ihren Gefässen und die Carotis interna zeigt das normale Aussehen.

Es ist also ein kurzer Gefässabschnitt der Carotis interna unmittelbar über der Theilungsstelle der Carotis communis nicht von einem einheitlichen Lumen, sondern von einem Netzwerke grösserer und kleinerer Gefässe gebildet, unter denen das ursprüngliche Lumen als Hauptlichtung meist unterscheidbar bleibt. Die Gesammtheit dieser Gefässe ist in ein zellreiches Gewebe eingeschlossen, das sich äusserlich als die stark verdickte Wand der Carotis interna darstellt.

Das Ganglion vagi und das oberste sympathische Halsganglion liegen dorsal über der Carotis interna. Diese liegt in dem ventralwärts offenen, stumpfen Winkel, den die ventralen Flächen der aneinander grenzenden Ganglien bilden. Lateral liegt das Ganglion des Vagus, medial und etwas dorsal das des Sympathicus. Von beiden, besonders von letzterem, strahlen ansehnliche Nervenzüge an die Gefässwand. An der ventralen Fläche der Carotis interna bilden sie ein dichtes Geflecht, das seine grösste Mächtigkeit gewinnt, wenn die Verdickung der Gefässwand zu schwinden beginnt. Das Nervengeflecht enthält zahlreiche Ganglienzellen, durchwegs vom Typus der kleinen, rundlichen Zellen des sympathischen Ganglions. (S. Fig. 7. u. 8 auf Taf. IV.)

Lateral von den Carotiden liegt ein Epithelkörperchen, das schon an seiner ausgedehnten Verbindung mit Thymusgewebe als das von der dritten Kiemenfurche stammende zu erkennen ist. (S. Fig. 7 Taf. IV.)

Bei Embryonen von 29 mm grösster Länge liegen innerhalb einer mächtigen, aus dichtgedrängten Zellen mit rundlichen Kernen gebildeten Gefässwand das Lumen der aus der Theilung eben hervorgegangenen Carotis interna und viele kleinere Gefässlumina. Alle Gefässe sind von einem Endothel ausgekleidet, an welches sich nach aussen die Zellen mit den rundlichen Kernen anschliessen, welche in reger Theilung begriffen sind. Es ist auffallend, dass diese nicht um die einzelnen Gefässe concentrische Lagen bilden, sondern in ihrer Gesammtheit bloss in Bezug auf das Hauptlumen eine concentrische Anordnung zeigen. Die

kleineren Gefässe bilden ein Netzwerk in der Zellmasse. Im weiteren Verlaufe setzt sich das Hauptgefäss durch Ausläufer mit den Nebengefässchen in Verbindung. Dann schwinden Wanderverdickung und Gefässconvolut und die Carotis interna gewinnt das normale Aussehen wieder. Bezüglich des Nervengeflechtes und des Epithelkörperchens gilt das von dem früheren Stadium Gesagte. Die Ganglienzellen des Vagus und des Sympathicus sind nunmehr bereits sehr verschieden. Die des Vagus sind gross, ihr Kern hell und scharf umrandet. Zelltheilungen sind im Vagusganglion sehr vereinzelt. Die Zellen des Sympathicus sind von recht verschiedener Grösse, meist jedoch klein; ihr Kern ist stark granulirt, hat noch nicht das typische, bläschenförmige Aussehen. Theilungsfiguren sind in jedem Schnitte in Menge anzutreffen

Ich gehe nun gleich, um unnöthige Wiederholungen zu vermeiden, zur Beschreibung der bei einem Embryo von 44 mm grösster Länge erhobenen Befunde über.

Dorsal von der eben in Theilung begriffenen Carotis communis liegt das Ganglion vagi und das erste sympathische Halsganglion, ersteres lateral, letzteres medial. Lateral von der Carotis liegt die Parathymus, das Epithelkörperchen der dritten Kiemenfurche. Sein Bautypus ist derselbe wie früher; bekanntlich behält es denselben zeitlebens bei. Es stellt ein von einem epithelialen Balkenwerk gebildetes Körperchen dar, das mit Thymusgewebe, welches an seinen charakteristischen, zapfenförmigen Ausläufern leicht kenntlich ist, direct zusammenhängt. An die Aussenseite der aus der Theilung eben hervorgegangenen Carotiden reicht das Epithelkörperchen recht nahe heran. (S. Fig. 7 auf Taf. IV.) Vom Sympathicus dringen zahlreiche Nerven zwischen die beiden Gefässe ein; auch der Vagus giebt Zweige dahin ab. Die Carotiden rücken weiter von einander ab, und die Carotis interna lagert sich in die von den eng benachbarten Ganglien gebildete ventrale Mulde ein. Ihre Wandung erfährt wieder die wiederholt besprochene Dickenzunahme. Der Durchmesser der Gefässwand, deren Zellen lebhafte Theilung verrathen, übertrifft den der Carotis externa um das Drei- bis Vierfache. Innerhalb der verdickten Gefässwand werden zahlreiche Durchschnitte kleinerer Gefässe sichtbar, welche die Zellmasse in verschiedenen Richtungen durchsetzen. Vom Vagus und

Sympathicus gehen starke Nervenzüge ab, die jetzt die Carotis interna umgreifen. Vorwiegend aber vom Sympathicus wird ein dichtes Nervengeflecht an der ventralen Fläche des Gefässes gebildet, welches strotzend von Ganglienzellen erfüllt ist. Wie im Ganglion selbst, sind die Ganglienzellen auch hier in reger mitotischer Theilung.

An diesem Stadium machte ich die für die vorliegende Frage wichtige Beobachtung, dass ein Theil der in dem sympathischen Geflecht gelegenen Zellen sich von der Mehrzahl der jugendlichen Ganglienzellen unterscheiden lässt. Ihr Kern ist auch kugelig, aber etwas grösser und heller. Sie liegen nicht so leukocytenhaft dicht aneinander wie die meisten Sympathicuszellen dieses Stadiums. Zellgrenzen sind nicht wahrnehmbar, aber die Zellen sind offenbar grösser als es dem Durchschnitte entspricht. Dies kann umso eher behauptet werden, als die in dem Nervengeflecht enthaltenen Zellen ausschliesslich dem kleinen Typus angehören, während im Ganglion selbst die Grösse eine sehr wechselnde ist, so dass einige Zellen die des Vagus beinahe erreichen. Im Gegensatze zu der Regellosigkeit, mit der die übrigen Ganglienzellen in den Nerven eingestreut sind, zeichnen sich die neu auftretenden durch eine gewisse Regelmässigkeit ihrer Anordnung aus. Während jene bald vereinzelt, bald dicht gehäuft auftreten, ist der gegenseitige Abstand dieser ein ziemlich gleichmässiger. Meist liegen sie schon zu kleinen Gruppen vereint in der Nervenbahn, welche ausser ihnen noch Ganglienzellen der gewöhnlichen Art enthält. Recht auffallend werden sie aber erst dann, wenn sie rundliche, abgegrenzte Ballen bilden. Diese sind in einem solchen Stadium oft nur halbseitig begrenzt, während sie andererseits noch mit dem Nerven, als dessen Einlagerung sie ursprünglich erschienen, in directer breiter Communication stehen. Mitunter stellen sie sich aber bereits als allseitig scharf umgrenzte Zellballen dar. (S. Fig. 9 auf Taf. IV.) Anfangs sind ihrer nur wenige innerhalb des Nervengeflechtes aufzufinden. Sie sind es, welche als die erste Andeutung der Carotisdrüse aufgefasst werden müssen; aus ihnen baut sich eigentlich das ganze Organ auf.

Darüber kann man sich leicht an älteren Embryonen — ich untersuchte solche von 50, 60, 75, 87 und 90 mm g. L. — Klar-

heit verschaffen. Die Zahl der Zellballen nimmt zu; der Unterschied von den dunkelkernigen, sympathischen Ganglienzellen wird immer deutlicher. Namentlich aber ist es die Gruppirung zu kugeligen Zellballen, die scharfe Umgrenzung derselben und ihre Vereinigung zu einem einheitlichen, gleichgebauten Gebilde, welche der neuartigen Formation ihren besonderen Charakter verleiht. Dass die Elemente den nervösen zuzurechnen sind, daran kann gar nicht gezweifelt werden.

In dem oben beschriebenen Stadium ist die Zahl der Ballen noch eine sehr geringe, aber solche Zellen, welche sie zusammensetzen, kommen schon in grösserer Anzahl vor. Nur fehlt ihnen meist noch das auffallendste Merkmal ihrer Sonderstellung, jene deutliche Hülle, welche sie aus der Schaar der übrigen, meist kleinen, dunkelkernigen Sympathicuszellen herausheben würde. Sie würden kaum als von den übrigen Ganglienzellen verschiedene Zellart auffallen, wenn man nicht erst durch ihre eigenthümliche Anordnung auf sie aufmerksam gemacht worden wäre.

Ich stelle somit ganz entschieden in Abrede, dass diese Zellen aus jenen hervorgehen, welche die Verdickung der Gefässwand bilden. Trotz der noch wenig vorgeschrittenen Differenzirung sind sie bereits genügend charakterisirt, um von den „Gefässwandzellen“ gut unterschieden werden zu können. Sie sind klein und rundlich, letztere grösser mit länglichem, etwas spindelförmigen Kern. Erstere zeigen die unverkennbare Tendenz, Ballen zu bilden, diese bleiben diffus angeordnet und verrathen nicht die geringste Neigung, sich zu Zellhaufen zu gruppiren. Es ist auch gar kein Grund, an die Gefässwandzellen zu denken. Ventral von der dicken, von Gefässchen durchsiebten Wand der Carotis interna liegen die mächtigen Nervenzüge, und die ventralste Partie des Nervenplexus nehmen erst die Zellballen der Carotisdrüse ein. Sie sind also am weitesten von der Gefässwand entfernt. Man kann etwa sagen, dass um das Lumen der Carotis interna drei concentrische Schichten angeordnet sind, die allerdings nur auf der ventralen Seite zur vollen Ausbildung gelangen. Die innerste wird von jenen Zelllagen gebildet, welche die dicke Gefässwand aufbauen, die mittlere von dem ansehnlichen Nervenplexus mit der Menge sympathischer Ganglienzellen und erst die äusserste von den Zellballen der Carotisdrüse.

Dass die Epithelkörperchen in ihrem ursprünglichen Typus verharren und zur Bildung der Carotisdrüse in keiner Beziehung stehen, braucht, nachdem es so oft constatirt worden ist, kaum noch weiter ausgeführt zu werden.

Unter den Gefässwandzellen, den Sympathicuszellen im Nervengeflechte an der Carotis interna und im Ganglion selbst, unter den Carotisdrüsenzellen sind zahlreiche Zellen in mitotischer Theilung anzutreffen.

Einzelne kleinere Gefässchen, die an die Nerven und die Anlage der Carotisdrüse herantreten, sind, wie an anderen Orten, von ihrem Endothel ausgekleidet. Eine gewebliche Verwandtschaft zwischen den Zellen der Gefässwand und denen der Carotisdrüse ist ausgeschlossen.

Um mir volle Gewissheit über die Verhältnisse in diesem, für die Lösung der Frage nach dem Ursprunge der Carotisdrüse günstigen Stadium zu verschaffen, zerlegte ich noch von drei ungefähr gleich alten Embryonen die entsprechende Halspartie in Serienschnitte. Das Ergebniss war in allen Fällen ein übereinstimmendes. Nur fand ich einmal noch keine deutlichen Zellballen. Die schon als andersartige erkennbaren Zellen lagen in kleinen Häufchen, die aber keine scharfe Begrenzung zeigten, neben und unter den übrigen Sympathicuszellen des Nervengeflechtes. Sie waren noch nicht sehr zahlreich und machten in folgenden Schnitten bald wieder den typischen Ganglienzellen Platz. Es waren aber unverkennbar dieselben Zellen, welche bei anderen Embryonen derselben Länge sich schon zu Ballen gruppirt, also zur endgiltigen Anordnung angeschickt hatten.

Somit ist bei einem Schweineembryo von etwa 45 mm grösster Länge die definitive Anordnung in den Grundzügen bereits gegeben, und es handelt sich in den folgenden Stadien bloss noch um eine weitere Entfaltung der geschilderten Verhältnisse.

Die Verdickung der Wand der Carotis interna wird beträchtlicher. Das Gefässnetz erfährt besonders an ihrer ventralen Fläche eine stärkere Ausbildung. Die einzelnen Zweigchen derselben, die früher in die dicke Gefässwand eingegraben waren, treten nun selbständiger mit stärkeren Wandungen hervor. Zwischen ihnen werden die Faserzüge des Nervengeflechtes mit den zahlreichen Ganglienzellen und die sich stetig mehrenden Zellballen der Carotisdrüse sichtbar.

Noch bei einem Embryo von 87 mm grösster Länge ist das Bild bis auf die Grössenverhältnisse im Wesentlichen unverändert. Mächtige Nervenbündel, von Ganglienzellen durchsetzt, dringen zwischen die beiden Carotiden. Die Wand der Carotis interna ist von ungewöhnlicher Dicke. An ihrem ventralen Umfange breitet sich ein dichter Gefässplexus aus, dessen einzelne Aeste stärker und selbständiger geworden sind. Die Nerven verlaufen in allen Richtungen zwischen den Gefässen. Gefässwandzellen und Nervenzellen sind leicht zu unterscheiden. Abgesehen davon, dass letztere innerhalb der Nerven liegen, sind ihre Kerne rundlich, stark granulirt, daher viel dunkler gefärbt als die der ersteren. Von beiden verschieden sind jene Zellen, aus denen sich die Ballen der Carotisdrüse aufbauen. Diese sind etwas grösser als die Ganglienzellen und zu dicht nebeneinander liegenden kugeligen Haufen gruppirt, die durch besondere Hüllen umschlossen werden. Die Gesammtheit der Ballen präsentirt sich bereits als ein eigenartiges Organ, das höher über der Theilungsstelle auch weiter von der Carotis interna und ihrem Gefäss- und Nervengeflechte abrückt und dann als ein besonderes, selbständiges Gebilde im Winkel zwischen den Carotiden liegt. (S. Fig. 10 auf Taf. IV.) In dasselbe dringen ziemlich starke Aeste sympathischer Nerven mit Ganglienzellen ein, und feine Gefässchen umspinnen die Ballen. Von einer Glomerulusbildung ist keine Spur wahrnehmbar. Die Ballen enthalten zwischen den Zellen nicht selten feinst vertheiltes Zwischengewebe, das ich nach seinem Aussehen, seinen Farbenreactionen und da man Nervchen auch direct einstrahlen sieht, für nervöser Natur halte.

Aber auch in diesem fortgeschrittenen Stadium sind die „typischen Zellen“ nicht ausschliesslich den Ballen eigen. Man findet sie auch jetzt noch vermischt mit den gewöhnlichen kleinen Sympathicuszellen in rundlichen, schlecht begrenzten Häufchen in den Nerven des Geflechtes. Einzelne Gruppen kann man innerhalb der Nerven bis an das sympathische Ganglion heran verfolgen. Weitaus die Mehrzahl ist aber bereits zu Ballen gruppirt, und diese selbst sind schon zu einem besonderen Organe vereinigt.

Ueber das erste Auftreten der Gelbfärbung durch Chromate kann ich nichts Bestimmtes aussagen. Bei einem Embryo von 9 cm grösster Länge, der in einer Kaliumbichromat-Formol-

mischung eingelegt war, glaubte ich allerdings in einzelnen gebräunten Zellen die Vorstadien der chromgelben sehen zu dürfen; aber der Zellleib ist immer noch so dürftig, dass man nicht vorsichtig genug sein kann. Bei demselben Embryo lagen mehrere Ballen, getrennt von dem schon recht ansehnlichen Hauptorgane, in einem grösseren Nervenquerschnitte.

Was sich an Embryonen anderer Thiere ermitteln liess, steht mit der gegebenen Darstellung in Uebereinstimmung. Bloss einige für die Beurtheilung des Organs wichtigere Umstände seien hervorgehoben.

Bei einem Rattenembryo (ca. 2 cm S.S.) fand ich die Carotis interna und externa über der Theilungsstelle sehr verschieden. Die letztere enthielt ausser der Endothelauskleidung nur wenige Lagen länglicher Zellen, die eine Media zu bilden schienen, erstere war von vielen Schichten rundlicher Zellen umsäumt. Die Verdickung begann an der dorsalen Wand und erstreckte sich bald gleichmässig auf den ganzen Umfang. Viele der Zellen waren in Theilung begriffen. Die Zellen des sympathischen Ganglions sind im Allgemeinen nicht viel kleiner als die des Vagus, aber es kommen mitten unter den anderen, besonders aber an der Peripherie auch recht viele kleine, rundliche mit granulirten Kernen vor. Die Carotisdrüse liegt zwischen den Carotiden, von zahlreichen Nerven mit Ganglienzellen durchzogen, aber vollständig getrennt von der Wand der Carotis interna. Nicht einmal ihr Gefäss bezieht sie von dieser, sondern von der Carotis externa. Die Zellen der Carotisdrüse sind nicht zu bestimmten Formationen gruppirt, in Aussehen und Grösse ähnlich den oben erwähnten kleinen, peripheren Sympathicuszellen. Deutlich genug sieht man sie übrigens oft gleich Nervenzellen in Nerven eingelagert. In den vom sympathischen Ganglion zur Carotisdrüse ziehenden Nerven sind einzelne Häufchen von Zellen eingeschlossen, die von denen der Carotisdrüse nicht zu unterscheiden sind. Höher über der Theilungsstelle rücken die Ganglien des Vagus und Sympathicus nahe aneinander, die Carotis interna verliert ihre dicke Wand, gewinnt das Aussehen der externa, ohne in irgendwelche Beziehung zur Carotisdrüse getreten zu sein. Es geht daraus hervor, dass die Wandverdickung der Carotis interna und die Anlage der Carotisdrüse zwei gänzlich verschiedene,

von einander völlig unabhängige Dinge sind, die mit Unrecht in Zusammenhang gebracht wurden.

Auch bei einem Hundeembryo von 46 mm SS. ist die Wand der Carotis interna ringsum verdickt. Aber die Carotisdrüse liegt wieder an der Carotis externa und empfängt von dieser auch ihre Gefässe. Schon an der Theilungsstelle ist der dorsale Abschnitt der noch gemeinsamen Wand sehr zellreich, und die Verdickung bleibt auch weiterhin ausschliesslich auf die Carotis interna beschränkt. Die Carotisdrüse, dicht an der unveränderten Carotis externa gelegen, ist wieder in ein dichtes Nervengeflecht eingelagert, das zahlreiche Ganglienzellen führt. Sie ist auf den ersten Blick wohl selbst leicht für ein Ganglion zu halten und dürfte in ihren Anfangsstadien auch von den meisten, die sie sahen, für ein solches gehalten worden sein.

Um ein übersichtlicheres Bild von der Entstehung der Carotisdrüse zu geben, will ich die eben im Einzelnen geschilderten Verhältnisse nochmals cursorisch überblicken.

Frühzeitig erfährt die Wand der Carotis interna gleich bei dem Abgange des Gefässes aus der Carotis communis eine beträchtliche Dickenzunahme durch eine bedeutende Vermehrung ihrer zelligen Elemente. Diese Anschwellung reicht eine kurze Strecke weit cranialwärts, dann gewinnt die Gefässwand wieder ihr normales Aussehen. Die Besonderheit des Gefässes beschränkt sich nicht auf die Verdickung der Wand. Das Lumen verliert innerhalb der Anschwellung seine rundliche Form, es wird schmal, breitgezogen, sternförmig verästelt und ragt mit seitlichen Ausbuchtungen in die dicke Wand hinein. Diese ist ausserdem von zahlreichen, kleinen Gefässen siebartig durchlöchert, welche mit dem Hauptgefässe in Verbindung stehen. So bietet der Anfangstheil der Carotis interna auf dem Querschnitte das Bild eines cavernösen Gewebes. Dann wird das Lumen wieder rund und einheitlich, und der Wanddurchmesser geht auf das normale Maass zurück.

Schon an der Theilungsstelle der Carotis communis dringen starke Nervenzüge, vorwiegend aus dem obersten sympathischen Halsganglion, in geringerer Menge aus dem Ganglion vagi an die Gefässwand heran. Die Menge der Nerven nimmt weiterhin immer zu, und es kommt zur Ausbildung eines dichten Geflechtes, welches ventral von der verdickten Carotis interna seine grösste

Mächtigkeit erlangt. Diese Nerven, welche man direct vom sympathischen Ganglion einstrahlen sieht, führen längs ihres ganzen Weges sympathische Ganglienzellen mit, welche in grösserer Menge in dem Plexus selbst angehäuft sind.

Bei Embryonen von ungefähr 4 cm bemerkt man bereits eine Verschiedenheit der Zellen innerhalb des Nervengeflechtes. Die Mehrzahl der Zellen gehört noch dem gewöhnlichen Typus an, einige aber erweisen sich bereits als in mehrfacher Hinsicht von den übrigen verschieden. Sie sind etwas grösser, ihr Kern ist grösser, weniger granulirt und darum heller gefärbt. Sie liegen in kleinen Häufchen beisammen, die zunächst noch nicht gegen die umgebenden Zellen abgegrenzt sind. Bald aber treten diese Zellhäufchen als kugelige, durch besondere Hüllen scharf umgrenzte Zellballen auf, die ihre Lage hauptsächlich an den ventralen Partien des Nervenplexus haben. In weiter vorgerückten Stadien nimmt die Zahl der Ballen zu, sie lagern sich eng aneinander und formiren ein besonderes Organ, in welches stärkere Nerven mit Ganglienzellen eindringen; kleine Gefässchen umspinnen die Zellballen, und so ist die jugendliche Carotisdrüse eigentlich fertig.

Der ursprünglich nervöse Charakter tritt jetzt gegenüber dem zelligen immer mehr zurück. Aber abgesehen von den ansehnlichen Nerven, welche mit Ganglienzellen in das Organ eindringen, kann man sich auch vom Einstrahlen der Nervchen in die Ballen leicht überzeugen. Aber der Bau weicht nunmehr doch wesentlich von dem eines Ganglions ab, der Typus ist ein neuartiger geworden. Das Ganze stellt sich als ein eigenartiges, besonderes Organ dar.

Sobald die Elemente, welche die Carotisdrüse aufzubauen bestimmt sind, sich herausdifferenzirt haben, sind sie als Zellen eigener Art zu erkennen. Keinerlei Beziehung besteht zwischen ihnen und den Zellen der Gefässwand. Die Verdickung derselben hat mit der Anlage der Carotisdrüse nichts zu schaffen. Die Wand der Carotis interna ist der Reihe nach in ihrem dorsalen, medialen und ventralen Abschnitte am stärksten verdickt, und doch kommt nur an der ventralen Seite eine Carotisdrüse zur Ausbildung. Die Verdickung betrifft auch in den Fällen die Wand der Carotis interna, in denen die Carotisdrüse gar nicht an dieser, sondern näher an der Carotis externa liegt und von dieser

auch ihre Gefässe bezieht. Es ist gewiss sehr bemerkenswerth — denn man wird an jene eigenthümliche cavernöse Gefässbildung, die von der Carotis interna der Amphibien seit Langem bekannt ist, erinnert — dass auch die Carotis interna von Säugethierembryonen in ihrem Anfangstheile in ein Gefässnetz aufgelöst ist. Wie man aber im Allgemeinen übereingekommen ist, in jenem „Carotislabyrinth" [Zimmermann (87)] kein Homologon der Carotisdrüse zu sehen, so stelle ich auch für die entsprechende Bildung an der Carotis interna der Säugethiere jedwede Betheiligung am Aufbaue der wesentlichen Bestandtheile der Carotisdrüse in Abrede.

Vielmehr leite ich die Elemente derselben ab aus den vom embryonalen sympathischen Ganglion zwischen die beiden Carotiden einstrahlenden Nervenelementen. Ein Theil derselben differenzirt sich in eigenartiger Weise. Diese besonderen Zellen vermehren sich durch lebhafte Theilung an Ort und Stelle und bilden jene für die Carotisdrüse charakteristischen Zellballen. Dass aber ähnliche Umwandlungen auch innerhalb der Nerven und Ganglien vor sich gehen können, dafür spricht der Umstand, dass Zellhaufen derselben Art späterhin auch in sympathischen Nerven und Ganglien gefunden werden.

Wie soll dieses Organ nun gedeutet werden? Um ein Organ zu classifiziren, muss man auf das Wesen seiner specifischen Zellen zurückgehen. Das wären für die Carotisdrüse die chromaffinen Zellen. Aber nicht diese allein. Dadurch eben unterscheidet sich die Carotisdrüse so principiell von den rein zelligen, parenchymatösen Organen, von einer Drüse z. B., dass nicht die Zellen an sich ihren Charakter bestimmen, sondern die Zellen sammt den Nerven. Die chromaffine Zelle ist ebensowenig wie eine Nervenzelle für sich allein denkbar, sondern nur in Gesellschaft von Nerven, in geweblicher Verbindung mit Nerven. Allerdings scheint ihr Verhältniss zu den Nerven nur ein loses zu sein, wenn man es mit dem von Nerv und Ganglienzelle vergleicht, die zusammen eine Einheit bilden.

Ich denke mir das Verhältniss etwa folgendermaassen. Zu einer Zeit, wo die sympathischen Ganglienzellen, noch in geringem Grade differenzirt, haufenweise wie Epithelzellen beisammen liegen, differenziren sich an bestimmten Localitäten

einige Zellen zu chromaffinen heraus. Diese stellen dann eine besondere Art von Zellen dar, die durch Theilung ihresgleichen erzeugen, so an Zahl zunehmen und sich schliesslich zu einem neuen Gewebs- und Organtypus vereinigen. Bei der grossen Mannigfaltigkeit, welche die aus dem ursprünglichen Medullarepithel sich nach und nach entwickelnden Zellformen aufweisen, macht die Vorstellung keine Schwierigkeiten, dass die Endglieder dieser Reihe wieder von andersartigen, von den bisher bekannten abweichenden Zelltypen repräsentirt werden.

Welcher Art die Verbindung dieser spätesten Abkömmlinge der Nervenzellen mit den Nervenfasern sei, darüber ein Urtheil abzugeben, bin ich nicht in der Lage. Sie scheinen in die Nervenbahn eingelagert zu sein, ohne dass zwischen Zelle und Faser eine so intime, unmittelbare Verbindung bestände wie zwischen Nervenfaser und Ganglienzelle. Ueber die Wechselwirkung von Nerven und chromaffiner Zelle habe ich ebensowenig eine Vorstellung wie über die Wirkungsweise der chromaffinen Zelle selbst. Die topische Correlation beider ist aber von allem Anfange an gegeben, und ich sehe in ihr eines der wesentlichsten Merkmale dieser Zellart. Solche Zellen, deren erste Entstehung an das sympathische Nervensystem geknüpft ist, formiren dann Organe, deren Beziehung zum Sympathicus bestehen bleibt und unverkennbar zu Tage tritt.

Eines dieser Organe ist die Carotisdrüse. Ihre nahen Beziehungen zum sympathischen Nervensysteme sind seit Langem bekannt und im Verlaufe dieser Darstellung oft genug betont worden. Dass ihre specifischen Gewebselemente chromaffine Zellen sind, bildete ja den Hauptgegenstand meiner Auseinandersetzungen.

Wie soll man ein solches Organ nennen? Ein eigentliches Ganglion ist es gewiss nicht, eine Drüse noch viel weniger ein Glomus auch nicht. Auch gegen die indifferente Bezeichnung „nodulus" lässt sich manches einwenden. Sie ist von zu allgemeiner Verwendbarkeit, als dass man sie ohne Noth für specielle Dinge vergeben und nicht lieber für den allgemeinen Gebrauch aufsparen sollte. Ueberdies hat sie unter den Nomina anatomica B. bereits für die Lymphknötchen Verwendung gefunden.

Ich würde mir betreffs der Benennung einen Vorschlag erlauben. Die Carotisdrüse und die übrigen Organe, die mit ihr

in eine Gruppe zusammengehören und von denen ich noch sprechen werde, sind vor allem durch ihre Beziehungen zu den sympathischen Ganglien charakterisirt. Ihre specifischen Elemente stammen aus den embryonalen Ganglien; sie selbst sind stets den Ganglien benachbart und durch Nerven mit denselben in Verbindung; auch ihr Vorkommen in grösseren und kleineren Complexen erinnert an das ähnliche Auftreten der peripheren Ganglien. Aus allen diesen Gründen, namentlich wegen der genetischen, geweblichen und örtlichen Verknüpfung mit den Ganglien möchte ich diese Organe „Paraganglia“ und im Besonderen die Carotisdrüse „Paraganglion intercaroticum“ nennen. Diese Bezeichnung hat übrigens vielleicht auch den Vorzug, an den alten, historischen Namen, den das Organ von seinen Entdeckern erhielt, anzuklingen.

Ist das Paraganglion intercaroticum nun das einzige Organ seiner Art? Aus dem Voranstehenden erhellt, dass dies nicht meine Meinung ist. Dass kleine Häufchen desselben Gewebes in den obersten Halsganglien vorkommen, habe ich bereits erwähnt. Aber die Paraganglien sind durchaus nicht auf das Halsgebiet beschränkt. In viel reichlicherer Ausbildung kommen sie am Bauchsympathicus vor. Stilling (72) hat schon vor längerer Zeit kleine Knötchen vom Baue der „Marksubstanz der Nebenniere“ an den Ganglien und Strängen des Bauchsympathicus von Hunden, Katzen und Kaninchen aufgefunden. Mit den „Markzellen“ haben die Zellen dieser Gebilde vor allem die Eigenschaft gemein, sich in Lösungen chromsaurer Salze intensiv zu bräunen. Stilling wurde durch diesen Fund veranlasst, in der Carotisdrüse, die so innig an den Halssympathicus geknüpft sei, nach ähnlichen Elementen zu suchen. Thatsächlich konnte er auch berichten, dass in der Carotisdrüse der Säugethiere immer einige Zellen vorkommen, welche dieselbe auffallende Chromreaktion zeigen wie die „Marksubstanz der Nebenniere.“ Stilling liess sich hiedurch zu dem irrigen Schlusse verleiten, dass eine vollständige Analogie zwischen der Nebenniere und der Carotisdrüse bestehe. Auch Schaper dachte daran, in diesen Knötchen am Bauchsympathicus der Carotisdrüse ähnliche Gebilde zu finden. Er fand seine Vermuthung nicht bestätigt. Ich muss aber Schaper in diesem Punkte widersprechen. Eine solche Aehnlichkeit besteht thatsächlich in so hohem Grade, dass

ich nicht anstehe, auch diese Knötchen den Paraganglien beizuzählen. Man braucht nur von demselben Thiere — sehr geeignet ist die junge Katze — die Carotisdrüse und die chromaffinen Knötchen am Bauchsympathicus zu vergleichen, um sich hievon zu überzeugen. Das typische Element dieser chromaffinen Körperchen ist wiederum die chromaffine Zelle mit den von ihr berichteten Merkmalen. Desgleichen besteht auch die innige Beziehung zum Sympathicus. Auch die Anordnung ist dieselbe. Nur wäre hervorzuheben, dass in die chromaffinen Körper — wenigstens bei der Katze — meist mehr Bindegewebe eindringt als in die Carotisdrüse. Dies wird man aber bei der weitgehenden Verschiedenheit, die in dieser Hinsicht, wie ich anfangs mittheilte, platzgreifen kann, nicht für ausschlaggebend ansehen dürfen. Uebrigens haben ich und Kose (28) nicht nur die von Stilling beschriebenen, dem Sympathicus äusserlich angelagerten Körperchen, sondern Zellhaufen desselben Charakters auch innerhalb der Ganglien des Plexus coeliacus und weiterhin der verschiedenen Abschnitte des Sympathicus aufgefunden. Hiedurch wird die Analogie dieser Gebilde mit den oben ausführlicher behandelten chromaffinen Knötchen innerhalb des obersten Halsganglions noch augenfälliger. Es sei aber gleichzeitig nochmals daran erinnert, dass diese selbst geweblich der Carotisdrüse an die Seite gestellt werden müssen.

Noch vor Stilling hatten Dostoiewsky (14), H. Rabl (67), Pfaundler (60) Gruppen chromaffiner Zellen in den kleinen, der Nebenniere anhaftenden Ganglien gesehen und dieselben mit Recht den „Markzellen der Nebenniere" gleichgesetzt. Mit Recht deshalb, weil es mitunter gelingt, solche Zellen in continuirlicher Folge von der „Marksubstanz" zu den Ganglien zu verfolgen.

So gelangen wir zum grössten Paraganglion des Säugethierkörpers, zum Paraganglion suprarenale, zur sogen. „Marksubstanz der Nebenniere." Nur diese, nicht aber die ganze Nebenniere — wie es Stilling (73) that — kann mit der Carotisdrüse verglichen werden. Auch hier finden wir dasselbe Gewebe wieder, Zellen derselben Art und dieselbe innige Beziehung zum sympathischen Nervensystem. Es darf nicht verschwiegen werden, dass die Zellen an sich und ihre Anordnung manche Verschiedenheiten im Vergleiche mit dem Paraganglion intercaroticum darbieten. Aber ich halte die Punkte, in denen

sich Abweichungen bemerkbar machen, nicht für principieller Natur. Die Chromfärbung tritt an den Markzellen mit einer Intensität auf, wie sie in der Carotisdrüse nur selten angetroffen wird. Namentlich aber durch die Gleichförmigkeit, mit der so ziemlich alle „Markzellen" die Gelbfärbung annehmen, unterscheidet sich das Bild der „Marksubstanz" für den ersten Eindruck recht auffallend von dem des Paraganglion intercaroticum. Auch bezüglich der Anordnung sind Verschiedenheiten zu bezeichnen. Die „Marksubstanz" macht auf Durchschnitten gehärteter Präparate wirklich den Eindruck eines sehr compacten, fast epithelialen Gewebes. Aber die Unmasse von Nervenfasern, die an einem frischen oder nach Golgi behandelten Präparate hervortritt, drängt diesen Eindruck bald zurück. Es ist wieder die chromaffine Zelle das specifische Bauelement, es ist wieder die auffallend innige Beziehung zum sympathischen Nervensystem vorhanden, und überdies ist auch für die „Marksubstanz" die Abkunft aus dem Sympathicus durch mehrere Forscher wahrscheinlich gemacht worden.

Dafür, dass chromaffine Zelle und Ganglienzelle einander sehr nahe stehen, spricht auch der Umstand, dass hie und da eine typische Ganglienzelle in so directem Contacte mit den chromaffinen Zellen steht, wie ich es mir von heterogenen Elementen gar nicht denken könnte. Man sehe einmal die betreffenden Bilder (Fig. 11 auf Taf. IV und Fig. 4 auf Taf. V) an, um sich eine Vorstellung von der Unmittelbarkeit der Aneinanderlagerung der beiden Zellarten zu machen, und man wird zugeben, dass die oft gehörte Meinung, nach welcher die „Markzellen" Epithelzellen sein sollen, mit solchen Thatsachen nicht gut vereinbar sei.

Die Zahl der Paraganglien ist mit den aufgezählten Gebilden noch nicht erschöpft. Als ich, von der früher geäusserten Anschauung ausgehend, dass die chromaffine Zelle allenthalben im Sympathicus zu finden sein werde, den Beckentheil des Grenzstranges von einem neugeborenen Kinde untersuchte, war ich von der grossen Zahl chromaffiner Elemente überrascht. Einzelnen Ganglien waren chromaffine Körperchen angeschlossen, wie ich sie in so schöner und regelmässiger Ausbildung bei Säugern bisher nicht gesehen hatte. Das Material stammte von einem perforirten Kinde und war in sehr frischem

Zustande in eine Kaliumbichromat-Formolmischung eingelegt worden. Die Körperchen glichen kleinen Ganglien und ihre mit deutlichen Fortsätzen versehenen Zellen bei ihrer bedeutenden Grösse und mit dem bläschenförmigen Kerne den Ganglienzellen. Es sah so aus, als ob einzelnen typischen Ganglien ein zweites kleineres Ganglion angeschlossen wäre, dessen Zellen aber intensiv chrombraun gefärbt waren. Das Bild kann nur mit jenem verglichen werden, das die chromaffinen Körper („Suprarenalkörper") der Selachier in ihrem Verhältnisse zu den sympathischen Ganglien des Grenzstranges darbieten. Nicht immer war das Paraganglion dem Ganglion von aussen angelagert. Mitunter lag es zum Theile oder ganz innerhalb des Ganglions. Der hohe Grad von Verwandtschaft, der zwischen den beiden Zellarten besteht, geht vielleicht am besten aus der Betrachtung des in Fig. 10 auf Taf. V wiedergegebenen Falles wieder. Der Querschnitt eines Ganglions ist zur Hälfte von chromaffinen Zellen eingenommen. Zellen vom Habitus der Ganglienzellen, aber intensiv gebräunt, treten innerhalb eines ganzen Bezirkes an die Stelle der zu erwartenden typischen Ganglienzellen.

Ob die Steissdrüse, welche ja immer der Carotisdrüse an die Seite gestellt wurde und deren nervösen Ursprung Jakobsson wahrscheinlich gemacht hat, denselben Bildungen zuzurechnen ist, und ob auch die Glomeruli caudales, welche Arnold als der Steissdrüse des Menschen zu vergleichende Gebilde ansah, zu den Paraganglien gehören, kann ich vorläufig nicht entscheiden.

Erinnern will ich nur noch daran, dass die chromaffinen Zellen nicht nur gehäuft in der Form der organartigen Paraganglien, sondern auch vereinzelt im ganzen Sympathicus vorkommen, was ich und Kose schon früher nachwiesen.

Giebt es ein dem Paraganglion intercaroticum der Säugethiere homologes Organ bei anderen Wirbelthieren? Die Frage wurde bis jetzt meist verneint. Es scheint mir aber, dass die bisherigen Untersuchungen einer sicheren Grundlage entbehrten. Das Homologon müsste sich als ein ganz oder vorwiegend aus chromaffinen Zellen bestehendes Organ an der entsprechenden Stelle darbieten. In diesem Sinne ist bisher nicht darnach gesucht worden. Was man als Carotisdrüse der Amphibien be-

schreibt, dürfte entweder nur dem Gefässplexus an der Carotis interna der Säugethiere entsprechen (Carotislabyrinth) oder einem Epithelkörperchen oder einer Combination beider, entspricht jedenfalls nicht der Carotisdrüse der Säuger.

Anders lautet die Antwort, wenn die Frage so gestellt wird: Giebt es Organe von dem Arttypus der Carotisdrüse der Säugethiere, giebt es, mit einem Worte, Paraganglien auch bei anderen Wirbelthieren? Diese Frage ist unbedingt zu bejahen.

In schönster und typischer Ausbildung findet man die Paraganglien bei den Selachiern. Leydig (40, 41) war der erste, der sie beschrieb, Balfour (6, 7) nannte sie Suprarenalkörper, ich bezeichnete sie als chromaffine Körper (36). Den einzelnen sympathischen Ganglien des Grenzstranges sind einzelne Paraganglien angeschlossen. Als solche documentiren sie sich vor allem durch die Chromaffinität ihrer Zellen und die innige Verbindung mit dem Sympathicus. Eines dieser Paraganglien, das längstbekannte derselben, ist das von Duvernoy bei der Chimaera monstrosa entdeckte Axillarherz.

Die Paraganglien der Amphibien sind erst durch die Arbeiten Sigm. Mayer's (52, 53) unter dem Namen der „Zellennester" genauer bekannt geworden. Ich will mir erlauben, die Worte hierher zu setzen, in denen dieser Forscher sein Urtheil über diese Gebilde zusammenfasste. „Wir ersehen . . . ., dass es nicht gestattet ist, die geschilderten Nester von Kernen oder Zellen in die Kategorie der Nervenzellen schlechtweg zu verweisen. Wir glauben vielmehr Gründe zu haben zur Aufstellung der Behauptung, dass wir in den Kern- oder Zellennestern Gebilde sui generis vor uns haben, welche aber zu der morphologischen Gruppe des Nervengewebes zu rechnen sind." Neuerdings hat besonders Giacomini (22) diesen Gebilden seine Aufmerksamkeit zugewendet. Die Kröte, von S. Mayer besonders empfohlen, ist ein classisches Object für das Studium der chromaffinen Zellen und liefert die günstigsten Präparate für den Nachweis, dass die als „Markzellen der Nebenniere" bezeichneten Elemente mit den in den sympathischen Nervchen vorkommenden chromaffinen Zellen identisch sind. Fig. 12 auf Taf. IV zeigt kleine Nervendurchschnitte mit chromaffinen Zellen aus der Nachbarschaft der Nebenniere. Nerv-

chen, mit solchen Zellen beladen, dringen in die Nebenniere ein, und diese chromaffinen Zellen sind es, welche die sog. Marksubstanz der sonst epithelialen Nebenniere darstellen.

Bei Reptilien ist die Identität der chromaffinen Zellen der Nebenniere und des Sympathicus, der sog. „braunen Zellen“ [Braun (11)] seit Leydig (42) bekannt, und für ihre Herkunft aus dem Sympathicus sind Braun, Weldon (86), Hoffmann (27) eingetreten.

Für die Vögel ist von H. Rabl (67) der Zusammenhang des Paraganglion suprarenale mit den chromaffinen Zellen der benachbarten Ganglien nachgewiesen und die Entwicklung desselben aus dem Sympathicus von Fusari (20) und dem obengenannten Autor als wahrscheinlich hingestellt worden.

Es fehlt endlich nicht an Autoren [Kölliker (33), Mitsukuri (56), Fusari (20)], welche mehr weniger bestimmt dafür eintreten, dass auch das Paraganglion suprarenale der Säugethiere dem Sympathicus seine Entstehung verdanke. So schlingt die innige Beziehung zum Sympathicus, welche sich in der Genese und im Bau der aufgezählten Gebilde manifestirt, um sie alle das Band der Zusammengehörigkeit. Ich glaube nun, dass der Umstand, dass es mir gelungen ist, für eines dieser Organe, deren gemeinsamen histologischen Charakter ich für wahrscheinlich halte, den Nachweis zu erbringen, dass seine Elemente dem Sympathicus entstammen, mit zur Klärung über die Stellung dieser Organe und ihrer Elemente beitragen dürfte.

Alle die erwähnten Gebilde gehören in dieselbe Kategorie. Sie alle bestehen aus chromaffinen Zellen, welche als Abkömmlinge der sympathischen Ganglienzellen, in einem frühen Entwicklungsstadium derselben, anzusehen sind. Sie stehen dauernd in naher Beziehung zum sympathischen Nervensysteme, welche sich aus ihrer Abkunft vom Sympathicus erklärt und nicht etwa als eine secundäre Erwerbung aufzufassen ist. Ich anerkenne gerne die Berechtigung der v. Ebner'schen (17) Bedenken, ob denn alle chromgelben Zellen auf Grund der Chromreaction allein als gleichwerthig zu gelten haben. Aber ich bin mir bewusst, nicht diese Reaction als das ausschlaggebende Moment angesehen zu haben, sondern vor allem die innige Verknüpfung mit dem sympathischen Nervensysteme und die zum Theile mit Sicherheit, zum

Theile mit grosser Wahrscheinlichkeit nachgewiesene Herkunft aus dem embryonalen Sympathicus.

Ueber die Function dieser Organe weiss ich nichts zu berichten. Die Physiologie hat sich mit ihnen kaum zu beschäftigen begonnen und die Pathologie liefert nur dürftige Anhaltspunkte bezüglich der Nebenniere. Erkrankungen derselben werden in einen ätiologischen Zusammenhang mit dem Symptomencomplex der Addison'schen Krankheit gebracht.

Neuerdings macht die von Oliver und Schäfer (88), Cybulski (12) und Szymonowicz (77) entdeckte Wirkung des Nebennierenextractes auf den Blutdruck viel von sich reden. Da auch diese Wirkung, wie ich nach eigenen, im Vereine mit R. F. Fuchs angestellten Versuchen bestätigen kann, nicht der eigentlichen Nebenniere, sondern den chromaffinen Zellen zugeschrieben werden muss, gestattet sie vielleicht einen Schluss auf die Wirkungsweise dieser Elemente, um so mehr, als auch mit den Paraganglien der anderen Wirbelthierclassen ähnliche Erscheinungen hervorgerufen werden können. So wurden die Paraganglien der Selachier (Suprarenalkörper) in dieser Hinsicht von Swale Vincent mit Erfolg geprüft. In der That sind auch Swale Vincent, Giacomini, dessen Untersuchungen sich vorwiegend auf Amphibien beziehen, und viele andere, die sich mit der Anatomie und Physiologie dieser Gebilde beschäftigten, geneigt, die chromaffinen Zellen als secernirende Zellen anzusehen. Durch „innere Secretion“ sollen sie die von ihnen bereiteten Stoffe in die Blutbahn abgeben, innerhalb deren diese dann ihre Wirksamkeit zu entfalten vermögen.

Diese Auffassung halte ich nicht für vollkommen begründet. Die Bezeichnung der secernirenden Zellen muss für eine bestimmte Kategorie von Zellen, die epithelialer Abkunft sind und epithelialer Natur bleiben, gewahrt werden, soll nicht der Werth der Classification überhaupt illusorisch werden. Der Umstand, dass man aus gewissen Zellen wirksame Stoffwechselproducte gewinnen kann, selbst dass solche physiologisch in den Kreislauf aufgenommen werden, berechtigt uns nicht, diesen Zellen eine Secretion oder eine „innere Secretion“ zuzusprechen. Es ist doch unbestreitbar, dass man allen Organen, deren besondere Function uns unklar bleibt, wenigstens einen Stoffwechsel nicht wird absprechen können.

Man wäre also nach dem immer mehr einreissenden modernen Sprachgebrauche berechtigt, alle räthselhaften Organe als „Drüsen mit innerer Secretion“ zu bezeichnen. Es ist doch nichts natürlicher, als dass alle lebenden Organe Stoffe in den Kreislauf abgeben, die zum Theile sehr specifischer Natur sein können. Aber man darf doch daraus, dass man einmal von einem Organe eben nicht mehr weiss, als dass es Stoffwechselproducte liefert, nicht schliessen, dass damit seine besondere Wirkung erschöpft sei, dass darin seine Function bestehe. Man hat alle möglichen Schlüsse daraus gezogen, dass die Extracte der sog. „Marksubstanz der Nebenniere“, in den Kreislauf gebracht, den Blutdruck erhöhen. Die Thatsache an sich ist im höchsten Maasse interessant. Ob diese Wirkung physiologisch zur Geltung kommt, ist fraglich, noch viel zweifelhafter aber ist es, ob wir sie als die „Function“ der chromaffinen Zellen anzuerkennen haben. Auch Extracte von anderen Organen, von Muskeln etwa oder von nervösen Organen sollen, in den Kreislauf gebracht, ganz merkwürdige Erscheinungen hervorrufen. Niemand aber wird sie deshalb für Organe mit innerer Secretion halten, für Organe, deren Function darin besteht, diese Stoffe abzugeben, einfach aus dem Grunde nicht, weil wir über ihre besondere Thätigkeit, über ihre Function, eben besser unterrichtet sind als über die der chromaffinen Zellen.

So bleibt denn nichts übrig als zu bekennen, dass die Rolle, welche diese Organe im Organismus spielen, uns ganz räthselhaft ist.

In neuerer Zeit hat das Paraganglion intercaroticum auch für die pathologische Anatomie Bedeutung gewonnen. Marchand und Paltauf berichteten über Geschwülste, welche von demselben ihren Ausgang nahmen. Die Schwierigkeiten, welche solche Neubildungen der Diagnose schon deshalb bereiten mussten, weil scharf umschriebene Kriterien fehlten, werden dadurch gesteigert, dass auf einem kleinen Gebiete mehrere Gebilde als Ursprungsstätten für Geschwülste in Frage kommen. Ausser dem Paraganglion sind dies besonders die Schilddrüse, die accessorischen Schilddrüsen, die branchiogenen Gebilde überhaupt, im besonderen die Epithelkörperchen. Das epitelähnliche Aussehen der Neoplasmen wird von den genannten Autoren öfters

hervorgehoben. In Fällen, wo man aus dem Sitze der Geschwulst, der Verbindung mit dem Sympathicus und Anderem die Diagnose mit Sicherheit zu stellen nicht in der Lage sein sollte, könnte vielleicht die Chromaffinität der Zellen für die Entscheidung von Bedeutung werden.

Zum Schlusse will ich die Ergebnisse der voranstehenden Ausführungen noch einmal kurz in wenigen Punkten zusammenfassen.

Bei den Säugethieren findet sich an, häufiger über der Carotistheilung, der Carotis communis, interna oder externa angelagert, meist zwischen den beiden Carotiden gelegen, ein eigenartiges Organ, das Paraganglion intercaroticum. (Ganglion intercaroticum, glandula carotica aut.)

Dasselbe ist weder eine Drüse — überhaupt kein epitheliales Gebilde — noch ein Gefässgeflecht, auch kein aus Gefässwandzellen, Perithel- oder Plasmazellen aufgebautes Organ.

Es ist vielmehr von ganz eigenartigem Charakter und muss in eine besondere Kategorie eingereiht werden, welche dem sympathischen Nervensystem anzugliedern ist.

Seine Bestandtheile, die typischen Zellen, die Nervenfasern und Ganglienzellen entstammen dem Sympathicus.

Das specifische Gewebselement des Organes ist die chromaffine Zelle.

Diese entsteht aus embryonalen Sympathicuszellen, vermehrt sich durch Theilung und ordnet sich mit ihresgleichen zu Zellballen.

Ihre Zellsubstanz lässt sich in Lösungen chromsaurer Salze sehr gut, in anderen Fixirungsflüssigkeiten fast gar nicht erhalten und wird durch erstere häufig gelb oder auch intensiv braun gefärbt.

Die Zellen bewahren die innige Beziehung zu den sympathischen Nerven und sind gewöhnlich gruppenweise in diese eingebettet.

Das Paraganglion intercaroticum besteht im Wesentlichen aus einem grösseren Verbande von Häufchen chromaffiner Zellen und ist von einer enormen Menge vorwiegend markloser Nervenfasern durchsetzt, in welche die Zellballen und einzelne Ganglienzellen eingelagert sind. Es entwickelt sich aus den embryonalen Ganglienzellen des intercarotischen Nervengeflechtes.

Das Organ ist reich vascularisirt. Die Gefässe bieten weder in ihrer Anordnung, noch in ihrem Baue auffallende Besonderheiten dar.

Paraganglien kommen ausserdem an verschiedenen sympathischen Ganglien, besonders der Bauch- und Beckenregion des Sympathicus vor. Auch die sog. „Marksubstanz der Nebenniere“ dürfte unter die Paraganglien einzureihen sein, als das Paraganglion suprarenale.

Innerhalb einzelner Ganglien, hie und da auch in den Nervenstämmchen des Sympathicus, kommen chromaffine Zellen vereinzelt oder in kleinen Gruppen vor.

Die Suprarenalkörper der Selachier, die Zellennester der Amphibien, die Gruppen brauner Zellen der Reptilien sind als Paraganglien, ihre Elemente als chromaffine Zellen aufzufassen.

Die Carotis interna der Säugethierembryonen erfährt knapp über der Theilung eine beträchtliche Verdickung ihrer Wand, die häufig von feinen Gefässen durchbohrt wird. Dieses Gefässgeflecht hat mit der Anlage unseres Organes nichts zu schaffen. Ebensowenig verdient das „Carotislabyrinth“ der Amphibien den Namen einer Carotisdrüse.

Prag, im Januar 1900.

Nachtrag.

Während des Druckes vorliegender Arbeit erschien Maurer's ausführliche Publikation über die Schlundspaltenderivate bei Echidna. (Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbelthieren. Zoolog. Forschungsreisen in Australien u. d. Malayischen Archipel. Von R. Semon. 16. H. Jena 1899.)

Maurer findet es nun selbst unthunlich, das Epithelkörperchen der dritten Schlundspalte der Eidechse als Carotisdrüse zu bezeichnen. Die Carotisdrüse der Amphibien und Säugethiere hält er für epithelogene Bildungen. Erstere leitet er — wenigstens für die Anuren — mit Sicherheit, letztere mit grosser Wahrscheinlichkeit von einem Epithelkörperchen der zweiten Schlundspalte ab. Ich halte auch diesen Angaben gegenüber meine voranstehenden Ausführungen ihrem vollen Umfange nach aufrecht.

Literatur-Verzeichniss.

1. Andersch, Carol. Sam., Tractatio anatomico-physiologica de nervis humani corporis aliquibus, quam edidit Ernst Philipp Andersch. Regimonti 1797 (Abgefasst i. J. 1777, cit. nach S. Mayer).
2. Arnold, Fr., Handbuch der Anatomie d. Menschen m. bes. Rücks. auf Physiol. u. prakt. Med. Freiburg i. B. 1851. 2. Bd. 2. Abth.
3. Arnold, J., Ueber die Structur des Ganglion intercaroticum. Virchow's Archiv Bd. 33. 1865.
4. Derselbe, Ueber die Glomeruli caudales der Säugethiere. Virchow's Arch. Bd, 39. 1865.
5. Auerbach, L., Untersuchungen über Blut- und Lymphgefässe. Virchow's Archiv Bd. 39. 1865.
6. Balfour, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
7. Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von Vetter. Jena 1881.
8. Berckelmann, De nervorum in arterias imperio. Dissert. Göttingen 1744 (cit. nach Luschka).
9. Boas, J. E. V., Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. 8. 1883.
10. Born, G., Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 22. 1883.
11. Braun, M., Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Instit. in Würzburg Bd. 5. 1880.
12. Cybulski, N., Ueber die Function der Nebenniere. Wiener med. Wochenschrift Jahrg. 46. 1896.
13. Diamare, V., Ricerche intorno all'organo interrenale degli elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei teleostei. Contributo alla morfologia delle capsule surrenali. Mem. della Soc. ital. delle scienze (detta dei XL) Ser. 3. Roma 1896. T. 10.
14. Dostoiewsky, A., Ein Beitrag zur mikrosk. Anatomie der Nebenniere bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.
15. Eberth, C. J., Ueber die Blut- und Lymphgefässe des Gehirnes und Rückenmarkes. Virchow's Archiv Bd. 49. 1870.
16. Derselbe, Von den Blutgefässen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen u. der Thiere 1. Bd. Leipzig 1871.
17. Ebner, von V., A. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen 6. Aufl., III. Bd., 1. Abth. Leipzig 1899.
18. Fischelis, Beiträge z. Kenntniss d. Entwicklungsgeschichte der Gl. Thyreoidea und Gl. Thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25. 1885.
19. Fusari, R., De la terminaison des fibres nerveuses dans les capsules surrénales des mammifères. Archives ital. d. Biologie. Tom. XVI. 1891.

20. Derselbe, Contribution à l'étude du développement des capsules surrénales et du sympathique chez le poulet et chez les mammifères. Archives ital. de Biologie T. XVIII. 1892. (Auch in: Archivio per le scienze mediche. Vol. XVI N. 14.)
21. Derselbe, Contributo allo studio delle formazioni paratiroidee nell' embrione umano. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. Vol. V, a. LXII fasc. 4. 1899.
22. Giacomini, E., Sopra la fine struttura delle capsule surrenali degli anfibii. Comunicazioni scientif. della R. Accademia dei Fisiocritici di Siena. 1898.
23. Derselbe, Brevi osservazioni intorno alla minuta struttura del corpo interrenale e dei corpi soprarenali dei Selaci. Atti della R. Accad. dei Fisiocritici Serie IV Vol. X. 1898.
24. Groschuff, K., Bemerkungen zu der vorläufigen Mittheilung von Jacoby: Ueber die Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse. Anat. Anzeiger Bd. 12. 1896.
25. Haller, Elementa physiologiae corporis humani. T. IV. Lausannae 1766 (citirt nach Jacoby).
26. Heppner, Ueber den feineren Bau der Glandula carotica. Virchow's Archiv Bd. 46. 1869.
27. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48. 1889.
28. Jacoby, M., Studien z. Entwicklungsgeschichte der Halsorgane der Säugethiere und des Menschen. I. Hist.-krit. Betrachtungen ü. d. Entwicklung der Kiemendarm-Derivate. Inaug.-Diss. Berlin 1895.
29. Derselbe, Ueber die Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse. Anat. Anzeiger Bd. 12. 1896.
30. Derselbe, Zur Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse. Anat. Anzeiger Bd. 13. 1897.
31. Jakobsson, J. H., Beiträge zur Kenntniss der fötalen Entwicklung der Steissdrüse. Arch. f. mikr. Anat. 1898. Bd. 53.
32. Kastschenko, Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
33. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
34. Kohn, A., Studien über die Schilddrüse. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.
35. Derselbe, Ueber die Nebenniere. Prager medicin. Wochenschr. Jahrg. 23, No. 17. 1898.
36. Derselbe, Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntniss der Morphologie der Wirbelthiernebenniere im Allgemeinen. Archiv f. mikrosk. Anat. 1898. Bd. 53.
37. Derselbe, Die chromaffinen Zellen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
38. Kose, W., Ueber das Vorkommen „chromaffiner Zellen“ im Sympathicus des Menschen u. d. Säugethiere. Sitzgsber. d. Deutschen naturw.-med. Vereines f. Böhmen „Lotos“ 1898. No. 6

39. Krause, C. F. Th., Handbuch der menschlichen Anatomie 1. Bd. Hannover 1843.
40. Leydig, F., Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Müller's Archiv 1851.
41. Derselbe, Beiträge z. mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
42. Derselbe, Untersuchungen über Fische u. Reptilien. Berlin 1853.
43. Lubarsch, O., Zur Anatomie u. Pathologie d. Glandula carotica. Ergebnisse d. spec. pathol. Morphol. u. Physiolog. von Lubarsch und Ostertag. 1896.
44. Luschka, H., Die Anatomie des Menschen. 1. Bd. 1. Abth. Die Anatomie des menschlichen Halses. Tübingen 1862.
45. Luschka, H., Ueber d. drüsenartige Natur d. sog. Ganglion intercaroticum. Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. Herausgeg. v. Reichert und Du Bois-Reymond. Leipzig 1862.
46. Marchand, F., Beiträge zur Kenntniss der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. Internationale Beiträge zur wiss. Medic. Festschrift f. Virchow. Vol. I. Berlin 1891.
47. Maurer, F., Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste d. Amphibien. Morphol. Jahrb. v. Gegenbaur. 13. Bd. 1888.
48. Derselbe, Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei d. Eidechse. Morpholog. Jahrb. Bd. 27. 1899.
49. Derselbe, Die Schlundspalten-Derivate der Echidna. Anatom. Anzeiger. Ergänzungsheft z. Bd. 16. 1899. (Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf der 13. Vers. in Tübingen.)
50. Mayer, Ueber ein neuentdecktes Ganglion im Winkel der äusseren u. inneren Carotis beim Menschen und den Säugethieren (Ganglion intercaroticum) Notizen aus d. Gebiete der Natur- und Heilkunde von Froriep. Jahrg. 1833. Bd. 36.
— Derselbe, Vom Ganglion intercaroticum. Ibid. 1834.
51. Mayer, Sigmund, Ueber das Ganglion intercaroticum. Inaug.-Dissert. Tübingen 1865.
52. Derselbe, Das sympathische Nervensystem. In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben d. Menschen und der Thiere. Leipzig 1892.
53. Derselbe, Beobachtungen und Reflexionen üb. d. Bau u. d. Verrichtungen d. sympath. Nervensystems. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 66, III. Abth. 1872.
54. Derselbe, Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem. Archiv f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. IV. 1876.
55. Meuron, Ph. de, Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde. Recueil Zool. suisse. Ie. série, Tome III. 1886.
56. Mitsukuri, K., On the Development of the Suprarenal Bodies in Mammalia. Quart. Journ. of Microsc. Science Vol. 22. 1882.
57. Neubauer, J. E., Descriptio anatomica nervorum cardiacorum. 1772 (cit. nach S. Mayer).

58. Nicolas, A., Glande et glandules thyroïdes (parathyroïdes) chez les Cheiroptères. Bullet. de la Soc. d. Sciences de Nancy. 1893.
59. Paltauf, R., Ueber Geschwülste der Glandula carotica nebst einem Beitrage zur Histologie u. Entwicklungsgeschichte derselben. Beiträge z. patholog. Anatomie u. zur allgem. Phathol. von Ziegler Bd. XI. 1892.
60 Pfaundler, M., Zur Anatomie der Nebenniere. Sitzgsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 101, Abth. III. 1892.
61. Pförtner, Untersuchungen über d. Ganglion intercaroticum u. d. Nebenniere. Zeitschr. f. rat. Medic. v. Henle u. Pfeufer 3. Reihe. 34. Bd. 1869.
62. Prenant, A., Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotidienne. La Cellule Tome X. 1894.
63. Derselbe, Sur le développement des glandes accessoires de la glande thyroïde et celui de la glande carotidienne. Anat. Anz. Bd. 12. 1896.
64. Derselbe, Rectification au sujet de la communication de M. Maurer, Die Schlundspalten-Derivate von Echidna. Anat. Anz. 16. Bd. 1899.
65. Rabl, C., Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager med. Wochenschrift 11. Jahrg. No. 52 und 12. Jahrg. No. 1. 1886.
66. Derselbe, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. 24. 1896.
67. Rabl, H., Die Entwicklung und Struktur der Nebenniere bei den Vögeln. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 38. 1891.
68. Sandström, J., Om em ny Körtel hos menniskan och åtskilliga doggdjur. Upsala. Läkare förenings Förhandligar. 1880. (Schmidt's Jahrb. 1891.)
69. Schaper, A., Beiträge zur Histologie der Glandula carotica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.
70. Simon, Ch., Thyroïde laterale et glandule thyroïdienne chez les Mammifères. Thèse de Nancy. 1896.
72. Stieda, L., Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, Glandula thyreoidea und Glandula carotica. Leipzig 1881.
72. Stilling, H., A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison. Revue de médecine. 1890.
73. Derselbe, Du Ganglion intercarotidien. Recueil inaugural. Université de Lausanne 1892.
74. Derselbe, Die chromophilen Zellen und Körperchen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
76. Stöhr, Ph., Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen mit Einschluss der mikr. Technik 8. Aufl. Jena 1898.
76. Svitzer, Einige Untersuchungen über das Ganglion intercaroticum. Kopenhagen 1863 (cit. nach S. Mayer).

77. Szymonowicz, Die Function der Nebennieren. Pflüger's Arch. Bd. 64. 1896.
78. Taube, De vera nervi intercostalis origine. Dissert. inaug. Göttingen 1843 (cit. nach Jacoby).
79. Valentin, Ueber das Ganglion intercaroticum. Wissenschaftl. Annalen der gesammten Heilkunde von J. F. C. Hecker Bd. 26. 1833 (citirt nach S. Mayer).
80. Verdun, P., Dérivés branchiaux chez les Vértebrés supérieurs Toulouse 1898.
81. Vincent, Swale, On the Morphology and Physiology of the Suprarenal Capsules in Fishes. Anat. Anz. Bd. 12. 1897.
82. Vincent, Swale, Addison's Disease and the Function of the Suprarenal Capsules. Birmingham Medical Review. April 1898.
83. Derselbe, The Comparative Histology of the Suprarenal Capsules. Internation. Monatsschr. f. Anatomie u. Physiologie Bd. XV. 1898.
84. Waldeyer, Die Entwicklung der Carcinome. Virchow's Archiv Bd. 55. 1872.
85. Derselbe, Ueber Bindegewebszellen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 11. 1875.
86. Weldon, W. F. R., On the Suprarenal Bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of Microscop. Sc. Vol. 25. 1885.
87. Zimmermann, W., Ueber die Carotidendrüse von Rana esculenta. Inaug.-Dissert. Berlin 1887.
88. Oliver, G. and Schäfer, E. A., The Physiological Effects of Extracts of the Suprarenal Capsules. Journ. of Physiology. 1895. Vol. XVIII.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV und V.

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates in der Höhe des Objecttisches entworfen worden.

Tafel IV.

Fig. 1. Carotisdrüse eines vierjährigen Kindes. Uebersichtsbild. Beispiel des Körnertypus. Reichliches Bindegewebe, bei *h* eine Art Hilus bildend. Das specifische Gewebe in einzelnen, lose verbundenen, kugeligen Häufchen, Körnern (*k*) angeordnet. Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Vergr. ca. 80.

Fig. 2. Carotisdrüse einer wenige Tage alten Katze. Uebersichtsbild. Das specifische Gewebe in ziemlich compacter, epithelähnlicher Anordnung. Stärkere Nerven (*n*) dringen in das Organ ein. Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Vergr. ca. 100.

Fig. 3. Carotisdrüse einer zwei Tage alten Katze. Das Organ ist von einer bindegewebigen Hülle (*h*) umschlossen. Die Zellen waren durchweg gleichmässig chrombraun. Charakteristisch ist die Regellosigkeit der Anordnung. Die Zellen liegen einzeln oder in Gruppen, viele erinnern durch ihre Grösse und den bläschenförmigen Kern an Ganglienzellen, unterscheiden sich aber von den typischen Ganglienzellen, deren einige bei *g* liegen, schon durch ihre Chromfärbung. Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Vergr. ca. 450.

Fig. 4. Carotisdrüse einer jungen Katze. Kaliumbichromat-Formolmischung. Durchfärbung mit Alaun-Cochenille, Nachfärbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure. Diese Färbung verdeutlicht die Menge des Bindegewebes, welches in feinen, intensiv rothgefärbten Bündeln, die in der Zeichnung als dunkle Linien erscheinen, überall zwischen die Zellgruppen eindringen. Die Pikrinsäure verstärkt die Gelbfärbung der chromaffinen Zellen. Alle die Zellen mit homogenem Leibe und dunklem Kern, also die grosse Mehrzahl der Zellen, erscheinen im Präparate leuchtend gelb (*chrg*), während die andern eine röthlichgelbe Mischfarbe zeigten. Man achte wieder auf die Regellosigkeit der Anordnung. Infolge der starken Färbung treten die durch die Fixirungsflüssigkeit bewirkten Schrumpfungen sehr deutlich hervor. Vereinzelte Ganglienzellen (*g*). Vergr. ca. 200.

Fig. 5. Carotisdrüse einer jungen Katze. Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Das Bild ist besonders geeignet, den Reichthum an Nerven (*n*) zu illustrieren. Ein so kleiner Bezirk umfasst diese Menge von Nervenbündeln, die in verschiedenster Richtung verlaufen. Die Zellen sind leicht gelb gefärbt. Bei *chrg* eine Gruppe intensiv chromgelber Zellen, wie sie allenthalben im Präparate vorkommen. In dem mittleren Nervenquerschnitte (*mn*) liegen ebenfalls chromaffine Zellen. Vergr. ca. 170.

Fig. 6. Carotisdrüse einer neugeborenen Katze. Flemming'sche Flüssigkeit. Toluidinblau. Die Ganglienzelle (*g*) ist gut conservirt, der Zellleib der chromaffinen Zellen (*chrz*) aber schlecht. Zellgrenzen sind nicht wahrnehmbar. Die Kerne haben einige Aehnlichkeit mit denen der Ganglienzellen. Vergr. ca. 600.

Fig. 7. Schweineembryo von 44 mm grösster Länge. Querschnitt durch die Halsregion über der Carotistheilung. Zenker'sche Flüssigkeit. Alaun-Cochenille. Die Carotis interna (*c i*) zwischen dem medial gelegenen Ganglion symp. cervic. supr. (*S*) und dem lateral gelegenen Ganglion Vagi (*V*). Dorsal geht ein Gefäss von ihr zwischen die beiden Ganglien ab. Ihre ventrale

Wand ist verdickt, und ventral von der Verdickung liegt der Nervenplexus (*np*) mit zahlreichen, kleinen Ganglienzellen, die Ursprungsstätte der Carotisdrüse. Lateral von den Carotiden, näher an der Carotis externa (*ce*) liegt das Epithelkörperchen (*ek*), das früher irrthümlich als die Anlage der Carotisdrüse bezeichnet wurde. Dasselbe ist mit zapfenförmig angeordnetem Thymusgewebe (*th*) in directer Verbindung. Man beachte den Unterschied zwischen den Ganglienzellen des Sympathicus und Vagus. Vergr. ca. 100.

Fig. 8. Schweineembryo von 25 mm Länge. Zenker'sche Flüssigkeit. Durchfärbung mit Alaun-Cochenille. Nachfärbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure. Querschnitt durch die Carotis interna (*ci*) mit der ventralen Verdickung der Gefässwand und dem Nervenplexus (*np*). Der Schnitt trifft die Carotis interna in der Höhe, wo sie, nach vorangehender Verbindnng mit den Gefässlacunen der dicken Wand (*bg*), wieder ein gut begrenztes, dorsal gelegenes Hauptlumen aufzuweisen hat. Die kleinen Ganglienzellen (*gz*) des Nervenplexus sind leicht unterscheidbar von den grösseren Zellen der Gefässwand (*gfz*). In diesen, wie in jenen finden sich zahlreiche Mitosen. Vergr. ca. 200.

Fig. 9. Schweineembryo von 45 mm grösster Länge. Zenker'sche Flüssigkeit. Durchfärbung mit Alaun-Cochenille. Nachfärbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure. Durchschnitt durch den Nervenplexus (*np*) an der ventralen Fläche der Carotis interna (*ci*). Die Wand der Carotis interna zellreich und verdickt. Die Ganglienzellen des Nervengeflechtes klein, mit rundlichen, granulirten Kernen meist in diffuser Anordnung. In diesem Stadium wird die Gruppirung einiger, von der Mehrzahl etwas verschiedener Zellen des Geflechtes zu Zellballen (*zb*) schon recht deutlich. Diese Ballen stellen die Anlage der Carotisdrüse dar. Die obere der beiden bezeichneten Zellgruppen (*zb*) ist nicht allseitig umschlossen, vielmehr nach rechts noch in offener Verbindung mit den Nerven. Vergr. ca. 170.

Fig. 10. Schweineembryo von 87 mm grösster Länge. Zenker'sche Flüssigkeit. Alaun-Cochenille. Die in obiger Figur eben angedeuteten Zellballen (*zb*) haben sich vergrössert und vermehrt. Sie sind von zellreichen Bindegewebshüllen umgrenzt und formiren bereits ein individualisirtes Gebilde, das mit seiner Basis noch im Nervengeflechte wurzelt, während sein, in der Figur dargestellter cranialer Abschnitt sich schon vom Plexus emanzipirt hat und weiter ab von der Carotis interna im intercarotischen Bindegewebe liegt. Das Organ hat jetzt bereits im Wesentlichen seinen definitiven Charakter; das dargestellte Gebilde ist schon die jugendliche Carotisdrüse.

In diese dringen Nerven (n) mit zahlreichen Ganglienzellen ein. Vergr. ca. 210.

Fig. 11. Partie aus dem Paraganglion suprarenale („Marksubstanz der Nebenniere") einer Ratte. Sublimat-Kochsalzlösung. Alaun-Cochenille. Sublimat vermag den Zellleib der chromaffinen Zellen (*chrz*) nicht gut zu conserviren. Diese erscheinen fast leer, ohne Zellsubstanz. Zu beachten ist die unmittelbare Nachbarschaft der in der Mitte gelegenen Ganglienzelle (*gz*) und der chromaffinen Zellen („Markzellen"), was für die Verwandtschaft der beiden Zellarten spricht. Vergr. ca. 210.

Fig. 12. Kröte. Flemming'sche Flüssigkeit. Durchschnitt kleiner Nervchen in der Nachbarschaft der Nebenniere. Der eine Nerv (n_1) enthält zwei chromaffine Zellen (*chr z*), der andere ist seinem ganzen Durchmesser nach von einem Zellennest erfüllt. Vergr. ca. 200.

Tafel V.

Fig. 1. Carotisdrüse eines Affen (Macacus rhesus). Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Typus der Läppchenbildung. In der Figur sind die Randpartieen zweier benachbarter Läppchen dargestellt, die durch ein bindegewebiges Septum (s) von einander getrennt sind. In diesem liegt, ganz vereinzelt, eine gelbgefärbte chromaffine Zelle (*chrg*). Ungemein klar tritt die Regellosigkeit der Anordnung hervor. Vergr. ca. 200.

Fig. 2. Carotisdrüse eines Affen (Macacus rhesus). Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Dieses Bild mag vor allem für die Identität der chromgelben und der nicht gelbgefärbten Zellen sprechen. Beide Zellarten unterscheiden sich in nichts Anderem als durch die Chromfärbung. Neben der regellosen Anordnung ist hier die Aehnlichkeit der chromaffinen Zellen mit Ganglienzellen nicht zu übersehen. Nerven (n) und Blutgefässe reichlich. Man achte auf die grosse Zahl der getroffenen Capillaren (c). Vergr. ca. 600.

Fig. 3. Ganglion symp. cerv. supr. eines Affen (Macacus rhesus). Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Die Figur soll den Vergleich der sympathischen Ganglienzellen desselben Thieres, bei derselben Behandlung und Vergrösserung mit den Zellen der Carotisdrüse ermöglichen. Eine chromgelbe Zelle im Ganglion (*chrg*). p = Pigment. Vergr. ca. 600.

Fig. 4. Paraganglion suprarenale („Marksubstanz der Nebenniere") eines Affen (Macacus rhesus). Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Die einzelnen Zellen haben in Grösse und Aussehen eine gewisse Aehnlichkeit mit denen

der Carotisdrüse. Aber ihre Anordnung ist viel dichter und die Chromreaction viel intensiver und allgemeiner. Eine Ganglienzelle (*gz*) inmitten der chromaffinen Zellen (*chrz*), unmittelbar von letzteren umlagert, was für die nahe Beziehung der beiden Zellarten spricht. Vergr. ca. 600.

Fig. 5. Carotisdrüse einer jungen Katze. Kaliumbichromat. Alaun-Cochenille. Die Menge der intensiv chromgelben Zellen, (*chrz*) ist eine bedeutende. In einigen Zellen ist die Chromfärbung nur schwach, eben angedeutet; doch spricht der ganze Habitus dafür, dass sie gleicher Art sind, wie die übrigen. Der Zusammenhang der Zellen ist, offenbar durch die Wirkung des Kaliumbichromats, gelockert. Bei *n* ein Nerv mit chromaffinen Zellen (*chrz*). Vergr. ca. 600.

Fig. 6. Carotisdrüse einer jungen Katze. Kaliumbichromat-Formolmischung. Alaun-Cochenille. Das Bild spricht dafür, dass die Chromfärbung ziemlich allgemein ist. Die Intensität derselben ist jedoch recht verschieden; man vergleiche die Zellen bei *a* und bei *b*. Bei *n* werden die chromaffinen Zellen zwischen Nervenfäserchen sichtbar. Ein Blutgefäss mit Blutkörperchen bei *bg*. Vergr. ca. 200.

Fig. 7. Carotisdrüse eines jungen Kaninchens. Kaliumbichromat-Alaun-Cochenille. Die typischen Zellen sind in kurzen Bälkchen angeordnet. Eine Hälfte einer solchen Zellgruppe besteht aus intensiv chromgelben Zellen (*chrg*), die in ihrem Habitus und ihrer Configuration im Uebrigen mit den anderen übereinstimmen, was für die Gleichartigkeit aller dieser Zellen spricht. Vergr. ca. 210.

Fig. 8. Sympathischer Nerv aus der Nachbarschaft der Carotisdrüse einer jungen Katze. Kaliumbichromat. Alaun-Cochenille. Inmitten des Nerven eine Gruppe chromaffiner Zellen. Vergr. ca. 170.

Fig. 9. Ganglion symp. cervic. supr. einer Katze. Kaliumbichromat. Alaun-Cochenille. Eine Gruppe chromaffiner Zellen (*chrz*), wie sie sich in der Carotisdrüse finden, innerhalb des Ganglions. Die Ganglienzellen (*gz*) geschrumpft. Vergr. ca. 210.

Fig. 10. Sympathisches Ganglion vom Beckenabschnitte des Sympathicus eines frühgeborenen (7 Mon.) Kindes. Kaliumbichromat-Formol. Alaun-Cochenille. Vergr. ca. 150.
Die eine Hälfte des Querschnittes des Ganglions ist ganz von chromaffinen Zellen (*chrz*) eingenommen. Eben solche Zellen formirten an anderen Stellen kleine, besondere, den Ganglien anliegende Körperchen. Man vergleiche die Abbildungen zu meiner Arbeit: „Die Nebennieren der Selachier etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1898. Tafel XV. Fig. 7 und 8.

Ueber die Blutkörperchen einiger Fische.

Von

Bernhard Rawitz.

II. Ganoiden und Teleosteer.

Hierzu Tafel VI.

Untersucht wurden: Accipenser ruthenus L., Scorpaena porcus L., Serranus scriba L., Sargus vulgaris Geof., Crenilabrus pavo C. V. Von diesen waren Accipenser ruthenus und Scorpaena porcus ausserordentlich blutreich, sodass von jedem einzelnen Thiere stets eine beträchtliche Anzahl von Präparaten hergestellt werden konnte. Serranus scriba besass so wenig Blut, dass dasselbe von einem Thiere zu knapp 2 Präparaten langte, etwas mehr Blut hatte Crenilabrus pavo, während der Blutreichthum von Sargus vulgaris kleiner als bei Scorpaena, aber grösser als bei Crenilabrus war, also ein mittleres Stadium einnahm. Wie bei den Untersuchungen für die I. Mittheilung (cfr. dies Archiv Bd. 54) so bediente ich mich auch bei dieser hauptsächlich der Ehrlich'schen Deckglasmethode, während das Studium frischen Blutes nur zur Orientirung bezw. zur Controle vorgenommen wurde.

a) **Erythrocyten.** (Fig. I.)

Die rothen Blutkörperchen bei vier der untersuchten fünf Arten zeigen im Wesentlichen übereinstimmende, nur in wenigen Punkten abweichende Verhältnisse, während eine Art, Crenilabrus pavo, eine Sonderstellung einnimmt. Bei jenen sind sie überall scharf konturirte ovale, kernhaltige Gebilde, deren Längsdurchmesser zwischen 11,5 und 10,5 μ, deren Breitendurchmesser zwischen 8 und 6 μ schwanken.

Im einzelnen ist Folgendes zu bemerken:

Die ovalen Erythrocyten von Accipenser ruthenus (Fig. 1*a*), deren Durchmesser 11 : 7,5 μ ist, haben einen ovalen

5 μ langen, 3 μ breiten central gelegenen Kern (Ia_1). Es findet hier, wie die fixirten Präparate zeigen, anscheinend eine Erythrocytolyse statt, die indessen bei weitem nicht in der Massenhaftigkeit wie bei Scyllium catulus (cfr. meine I. Mittheilung; dies Archiv Bd. 54) auftritt, sondern nur an wenigen Blutkörperchen zu constatiren ist. Da man bei Untersuchung frischen Blutes von dieser Erscheinung kaum Andeutungen erkennt, so will ich es dahin gestellt sein lassen, ob die bei dieser Ganoidenspecies zu beobachtende Erythrocytolyse ein natürlicher Vorgang ist oder nicht vielmehr artificiell während der Zeit entsteht, in welcher das am Deckglase haftende Blut eintrocknet. Dieses Eintrocknen nimmt nämlich — und das ist eine sehr auffällige Thatsache — viel mehr Zeit in Anspruch als bei Scyllium und den untersuchten Teleosteern, sodass sehr wohl unter der Einwirkung der Luft eine Zerstörung der Erythrocyten eintreten kann, da diese im allgemeinen ja leichter vulnerabel und weniger widerstandsfähig sind als die Leukocyten.

Das erste Stadium dieser Erythrocytolyse ist durch eine sehr starke Aufblähung des ganzen Blutkörperchens, des Stroma und des Kernes, und durch eine beträchtliche Verminderung seiner Färbbarkeit bezeichnet. Diese Aufblähung braucht nicht überall eine in allen Durchmessern gleichmässige zu sein, sie ist häufig sogar eine ungleichmässige, insofern sich (Ia_2) das Stroma von einem Pole des geblähten Kernes zurückgezogen und diesen an der betreffenden Stelle daher frei gelegt hat. Das Stroma wird dann allmählich ganz zerstört (Ia_3) und schliesslich bleibt nur noch der frei gewordene Kern übrig (Ia_4), über dessen endliche Schicksale nichts zu eruiren war.

Scorpaena porcus (Ib) zeigt keine Erythrocytolyse. Die ovalen Blutkörperchen (10,5 : 8 μ) besitzen einen ebenfalls ovalen, central gelegenen Kern (4,5 : 2 μ), der sich wie der Kern der Erythrocyten von Accipenser ruthenus so intensiv blau (in Eosin-Hämatein) gefärbt hat, dass eine feinere Structur in ihm nicht wahrzunehmen ist (Ib_1). Neben den ovalen kommen hier auch runde Erythrocyten von 10,5 μ Durchmesser vor, die entweder einen ovalen (Ib_2) oder einen runden Kern (Ib_3) besitzen. Indessen handelt es sich hierbei nur um Kunstprodukte, die bei der Anfertigung der Deckglaspräparate entstanden sind. Denn diese runden Erythrocyten, die übrigens nur als Scheiben, nicht als

Kugeln erscheinen, sind stets ausserordentlich selten und nicht in allen Präparaten zu sehen; das müsste aber der Fall sein, hätten wir es hier mit präformirten Bildungen zu thun. Zuweilen findet sich um den Kern herum ein heller Hof, während der Erythrocyt unregelmässige Konturen angenommen hat (Ib_4). Auch dies ist artificiell; es handelt sich hier um Veränderungen, die bei der Erhitzung der Präparate eingetreten sind. So schonend letztere auch vorgenommen wurde (cfr. I. Mittheilung; dies Archiv Bd. 54), obwohl die Temperatur nicht viel über 60° hinausging, so genügte dies doch, um ein Abspringen des Stroma vom Kern und dadurch die Bildung eines scheinbaren Hofes um letzteren herbeizuführen. Es erscheinen eben, wie ich dies bereits in der I. Mittheilung hervorgehoben habe, die rothen Blutkörperchen der Fische bei Anwendung der Ehrlich'schen Deckglasmethode viel verletzlicher als die gleichen Gebilde der Säugethiere, und darum ist die Ehrlich'sche Vorschrift der Dörrens der Präparate bei Fischen nur mit bestimmten Modificationen auszuführen. Aber auch so noch werden durch dieselbe zuweilen Veränderungen wie die eben beschriebene herbeigeführt, welche leicht, wenn man die Grenzen der Leistungsfähigkeit der Methode nicht genau kennt, zu irrigen Auffassungen verleiten können.

Bei Serranus scriba (Ic) finden sich ovale und runde rothe Blutkörperchen. Die ersteren (10,5 : 6 μ) sind scharf konturirt (Ic_1) und besitzen einen ebenfalls ovalen (4,5 : 2 μ), central gelegenen und, wie bei den vorigen Arten, nur wenig prominirenden Kern, der infolge seiner intensiv blauen Färbung (in Eosin-Hämatein) keine feinere Struktur erkennen lässt. Die runden Erythrocyten (11,5 μ Durchmesser), welche einen runden Kern enthalten (Ic_2), halte ich für Kunstprodukte. Sie sind während des Auseinanderziehens der Deckgläser beim Anfertigen der Präparate dadurch entstanden, dass der elastische Leib des Erythrocyten gleichmässig gedehnt wurde und in dieser gedehnten Form schnell eintrocknete. Es ist dies gerade bei dieser Species leichter möglich als bei anderen, da sie nur äusserst wenig Blut hat, infolge dessen die zur Anfertigung der Präparate aufeinander gelegten Deckgläser fester aneinander haften müssen, so die Blutkörperchen stark pressen und beim Auseinanderziehen dehnen können. In den wenigen Präparaten, die ich von dieser Species anfertigen konnte, waren übrigens die runden Erythrocyten immerhin nur

spärlich vorhanden. Eine dritte Erythrocytenform (Ic_3) hatte ebenfalls wie die vorige kreisrunden Kontur, war aber kleiner, wogegen der runde Kern grösser war und ein deutlich erkennbares Netzwerk in seinem Innern besass. Da ich nur etwa zwei oder drei Mal diese Form zu sehen bekam, Zwischenstufen zwischen ihr und der runden bezw. ovalen nicht vorhanden waren, so konnte ich auch über ihre Bedeutung nicht in's Klare kommen.

Bei Sargus vulgaris (Id) messen die normalen ovalen Erythrocyten 11,5 μ in der Länge und 7,5 μ in der Breite. Sie sind scharf konturirte Gebilde (Id_1), deren Stroma sich in Eosin-Hämatein intensiv leuchtend roth gefärbt hat. Der mit dieser Farbstoffcombination dunkelblau gefärbte und homogen erscheinende Kern ist oval; er ist 3 μ lang und 1,5 μ breit. Neben dieser Form findet man in gleicher Häufigkeit runde Erythrocyten von nur 6 μ Durchmesser mit runden Kernen (Id_2). Sie gehen aus den ovalen hervor, nicht aber, wie dies bei Scyllium catulus der Fall war, durch Quellung, sondern offenbar, wie aus dem geringeren Gesammtdurchmesser zu schliessen ist, durch Schrumpfung. (In Fig. Id_2 tritt der Gegensatz zu d_1 nicht deutlich genug hervor.) Der Zusammenhang der ovalen und runden Form ist unverkennbar, denn die Uebergänge zwischen beiden sind in grosser Zahl zu sehen. Es platten sich zunächst die ovalen Körper an beiden Polen ab, es vermindert sich also ihr Längsdurchmesser, sodass abgestumpfte Formen entstehen, die dann zu runden werden unter gleichzeitiger Abnahme des Breitendurchmessers. Auch der Kern der runden Form ist kleiner als der der ovalen, wenn auch seine Grössenabnahme (sein Durchmesser beträgt 2 μ) keine so beträchtliche ist wie die des Stroma.

Die Annahme der runden Form ist der Beginn einer Erythrocytolyse. Zunächst zeigt diese sich in einer allgemeinen Verminderung der Färbbarkeit des rothen Blutkörperchens, das Stroma wird nur noch blassroth, der Kern hellblau. Um letzteren entsteht durch concentrische Ablösung des Stroma ein heller Hof (Id_3), der wahrscheinlich artificiell ist. Darauf tritt eine ganz ausserordentlich starke Aufblähung des Kernes auf, während gleichzeitig das Stroma unregelmässig konturirt wird und seine ohnehin schon geringe Färbbarkeit nahezu völlig einbüsst (Id_4). Das Stroma löst sich dann allmählich auf, es bröckelt in einzelnen Stücken ab, sodass zuletzt der Kern frei

wird, nur hie und da noch mit einem Rest des Stroma kappenförmig bedeckt erscheint ($I d_5$). Schliesslich schwindet auch der Kern.

Im kreisenden Blute von Sargus vulgaris findet also, ganz wie bei Scyllium und im Gegensatze zu den bisher behandelten Teleosteern, eine Zerstörung von Erythrocyten statt. War bei dem von mir untersuchten Repräsentanten der Ganoiden nicht klar zu stellen, ob die dort zu beobachtenden Zerstörungsformen der rothen Blutkörperchen auf eine natürliche, d. h. normal erfolgende Erythrocytolyse zurückzuführen oder ob sie artificiell hervorgebracht seien, so ist hier bei Sargus vulgaris meines Erachtens kein Zweifel darüber, dass eine Erythrocytolyse thatsächlich statt hat. Die Zerstörungsformen sind so zahlreich, die Uebergänge so minutiös — aus leicht ersichtlichen Gründen habe ich nur die Hauptstadien der Zerstörung abgebildet —, die Trocknung der Deckglaspräparate erfolgt so schnell, dass mit ziemlicher Sicherheit die Annahme der artificiellen Natur dieser Zerstörung abgelehnt werden kann. Sargus vulgaris steht dadurch in einem Gegensatze zu den bisher besprochenen Arten und zu der noch zu besprechenden Species der Teleosteer.

Ein wesentlich anderes Verhalten wie alle bisher behandelten Species der Teleosteer, wie die Ganoiden und die Selachier zeigt Crenilabrus pavo (I*e*). Hier trifft man ovale und runde Erythrocyten an; die ersteren sind sehr viel spärlicher als die letzteren, welche das mikroskopische Bild (in Eosin-Hämatein-Präparaten) geradezu beherrschen. Uebergänge zwischen beiden Formen sind nicht vorhanden, wenigstens nicht zu beobachten: es kommen also bei Crenilabrus pavo zwei Formen von Erythrocyten vor. Dieser Schluss gewinnt um so mehr an Sicherheit, als hier nicht einmal eine Andeutung von Erythrocytolyse sich findet. (Das Fehlen jeder Andeutung einer Erythrocytolyse bei dieser Species ist von grosser Bedeutung für die Beurtheilung der bei Sargus vulgaris zu beobachtenden und von mir als Ausdruck eines normalen Vorganges gedeuteten Zerstörung der rothen Blutkörperchen. Denn da die Anfertigung der mikroskopischen Präparate stets unter denselben Vorsichtsmaassregeln und in der gleichen Weise stattgefunden hat, so ist das Fehlen der Erythrocytolyse bei der einen, deren

Vorkommen bei der anderen Art ein Beweis mehr für das Normale des letzteren).

Die ovalen Erythrocyten ($I e_1$), welche in der grossen Minderheit vorhanden sind, haben durchschnittlich eine Länge von 9 μ und eine Breite von 4,5 μ. Die Kerne sind oval, sie liegen central mit ihrem Längsdurchmesser im Längsdurchmesser des Erythrocyten und messen 3 : 1,5 μ. Die Erythrocyten sind scharf konturirt, ihr Stroma hat sich in Eosin-Hämatein leuchtend roth gefärbt. Die Kerne sind ebenfalls scharf konturirt, zuweilen erscheinen sie unregelmässig zackig ($I e_1$), sie haben sich in jener Farbstoffcombination tiefblau gefärbt, ohne dass eine feinere Struktur zu erkennen wäre.

Die runden Erythrocyten, deren Zahl, wie bemerkt, die überwiegende ist, sind kreisrunde Scheiben von 7,5—9 μ Durchmesser ($I e_2$), ihr ebenfalls kreisrunder und nur wenig prominirender Kern hat einen Durchmesser von nahezu 3 μ. Sie sind, ganz wie die ovalen Zellen, scharf konturirt, ihr Stroma ist leuchtend roth (in Eosin-Hämatein) tingirt. Die Kerne färben sich intensiv blau und erscheinen dann homogen, seltener ist ihre Färbung blasser und in diesem Falle zeigen sie als Andeutung einer feineren Struktur in ihrem Inneren dunklere Körnungen. Auch bei dieser Form liegen die Kerne meist central. Wohl findet man Zellen, in welchen die Kerne excentrisch gelagert sind ($I e_3$), dann handelt es sich aber stets um eine artificiell hervorgebrachte Erscheinung, für deren Zustandekommen ich bereits in meiner I. Mittheilung (l. c. pg. 485) die Erklärung beigebracht habe.

Es hat bisweilen den Anschein, als ob zweikernige Erythrocyten vorhanden seien; genaueres Zusehen lehrt indessen, dass es sich dabei um zwei übereinander liegende Blutkörperchen handelt. Die Deckung ist aber eine so innige, die Vermehrung der Farbenintensität auf den sich deckenden Partieen gleichzeitig eine so überaus geringe, dass man stärkste Vergrösserung und sehr enge Blende nöthig hat, um die sich deckenden Konturen der beiden Erythrocyten zu unterscheiden.

b) Leukocyten.

Bei Accipenser ruthenus (Fig. II) kommen, wie in Eosin-Hämatein-Präparaten zu constatiren ist, fünf Formen von farblosen Blutkörperchen vor, von denen die in Reihe 4 gezeich-

neten die häufigsten, die in Reihe 1 dargestellten die histologisch interessantesten sind. Letztere zeigen nämlich in Eosin-Hämatein-Präparaten die merkwürdige und, wenn ich mich nicht täusche, sonst nirgends vorkommende Eigenthümlichkeit, dass bei ihnen bald grobe (II 1 *b* und *c*), bald feine (II 1 *a*, *d* und *e*) Granulationen im Zellleibe sich finden. Mit den eosinophilen Granulationen Ehrlichs haben diese Bildungen nichts zu thun, da jene niemals mittelst der einfachen Eosin-Hämatein-Färbung, sondern nur durch eine viel komplicirtere Methode zur Anschauung gebracht werden können. Zufälliger, d. h. artificieller Natur können die Granulationen auch nicht sein, denn sie finden sich in allen Eosin-Hämatein-Präparaten neben Leukocyten, welche keine Granula enthalten. Es ist aber nicht wahrscheinlich, dass bei der Form, welche in II 1 dargestellt ist, durch einen nicht controlirbaren Zufall körnige Farbstoffniederschläge — denn um etwas anderes könnte es sich doch sonst nicht handeln — entstanden sein sollten.

Bei blasspurpurner Färbung des Zellleibes fallen diese Granulationen durch ihr leuchtendes Eosinroth sofort auf. Sie finden sich hauptsächlich in den Zellen, welche in II 3 dargestellt sind (II 1 *a*, *d* und *e*), seltener sind sie in zweikernigen (II 1 *b*), am seltensten in den kleinen Leukocyten (II 1 *c*). Sie stehen in den letzteren sehr dicht und haben dann eine ziemlich beträchtliche Grösse (grobe Granulationen) (II 1 *c*), oder sie sind feiner und erfüllen dann die vom Kerne nicht eingenommene Partie der Zelle völlig (II 1 *d* und *e*), oder endlich sie sind von äusserster Feinheit und finden sich nur in geringer Menge (II 1 *a*). Zuweilen zeigen sie eine ganz eigenthümliche Anordnung, wie eine solche in II 1 *b* abgebildet ist.

Von den übrigen Leukocytenformen ist die der Reihe 4 (Fig. II) die häufigste. Es sind dies kleine kreisrunde oder unregelmässig begrenzte Gebilde von 3—4 μ Durchmesser, deren Protoplasmaleib meistens einen nur schmalen Saum um den relativ grossen runden Kern (II 4 *a* und *b*) bildet und dann zuweilen in feine Zacken ausgezogen ist. Es hat so den Anschein, als ob die Zellen in verschiedenen Stadien ihrer amöboiden Bewegung erstarrt seien. Die noch gezeichneten 3 Abarten (II 4 *c*, *d*, *e*) sind nur selten anzutreffen; einer besonderen Erklärung derselben

bedarf es nicht, der Hinweis auf die Figur dürfte genügen. Während die Zellsubstanz sich stets nur blasspurpurn gefärbt hat, ist der Kern (in Eosin-Hämatein) intensiv dunkelblau geworden. Meistens erscheint er ganz homogen (II 4 *a*, *d* und *e*), eine Andeutung von feinerer Struktur wie in den Zellen II 4 *b* und *c* ist nur selten vorhanden.

Etwas weniger häufig als die eben beschriebene ist die in Fig. II Reihe 3 abgebildete Leukocytenform. Es handelt sich hier um ziemlich grosse rundliche Zellen, deren Durchmesser zwischen 5 und 8 μ schwanken. Ihr protoplasmatischer Leib, der sich blass purpurn in Eosin-Hämatein gefärbt hat, ist gut entwickelt und beherbergt einen ziemlich grossen ovalen und stets excentrisch gelegenen Kern. Letzterer erscheint entweder ganz homogen (II 3 *a* und *b*) und intensiv gefärbt, oder er lässt deutlich ein ziemlich dichtes netzartiges Gerüst erkennen, das bald intensiv (II 3 *c*) bald nur blass (II 3 *e*) sich tingirt hat, oder endlich in dem im allgemeinen homogenen und dunkelblau gefärbten Kerne erscheint ein central gelegener heller, fast farbloser Fleck (II 3 *d*), sodass der Kern gewissermaassen Ringform angenommen hat.

Die in Fig. II Reihe 2 gezeichnete Leukocytenform wird durch zwei- und dreikernige Zellen repräsentirt. Es sind rundliche Gebilde mit sehr blassroth gefärbtem Protoplasmaleib, der bei der relativen Kleinheit der Kerne deutlich hervortritt. Rein zwei- und dreikernige Zellen (II 2 *b* und *c*), in welchen die Kerne stets intensiv gefärbt erscheinen, sind nicht allzu häufig; viel zahlzeicher sind solche zweikernige (II 2 d), in welchen der eine Kern eine zwerchsackförmige Gestalt besitzt, und diejenigen dreikernigen (II 2 *e*), in welchen die Kerne kleeblattförmig dicht aneinander gelagert sind. Diese Kerne sind durch ihre blasse Färbung und durch die Andeutung eines feineren Baues ausgezeichnet, der in den einen durch das Auftreten zahlreicher Nucleolen (II 2 *d*), in den anderen durch ein etwas unregelmässig gestaltetes Netzwerk (II 2 *e*) kenntlich ist. Die in II 2 *a* gezeichnete einkernige Zelle glaubte ich hierher stellen zu sollen, weil der stark zwerchsackartig gebogene Kern vielleicht auf den Beginn einer Zweitheilung hinweist.

Endlich ist noch die fünfte Zellart zu erwähnen. Diese

wird von Riesenzellen (II 5 *a*) dargestellt, welche unregelmässig konturirt sind und 5, 9, 15, 20 und mehr Kerne enthalten können. Letztere haben sich in Eosin-Hämatein alle intensiv blau gefärbt und erscheinen homogen, während die Zellsubstanz einen blasspurpurnen Farbenton angenommen hat. Beim Studium dieser Form hat man sich aber zu hüten, wirkliche Riesenzellen mit zufälligen Aggregaten kleiner Zellen der in II Reihe 4 gezeichneten Leukocytenart zu verwechseln (II 5 *b*). Letztere erkennt man daran, dass in dem scheinbaren Riesenzellenleibe feine Linien vorhanden sind, die bei genauerem Zusehen als die Grenzkonturen der meist in der Vierzahl dicht aneinander liegenden kleinen Zellen sich darstellen. Das Fehlen derartiger Linien (Grenzkonturen) in den vielkernigen Zellen stempelt diese eben zu Riesenzellen.

Bei dem Versuche, die Ehrlich'schen Granula darzustellen, habe ich mit der für die basophilen bestimmten Methode ebenso wie bei den Selachiern auch bei den Ganoiden und, wie ich schon vorweg bemerken will, bei den Teleosteern einen vollständigen Misserfolg gehabt. Ob dieser darauf zurückzuführen ist, dass für die betreffende Methode die hier nöthige Modifikation der Ehrlich'schen Vorschrift eine unzureichende Vorbehandlung der Präparate ist, oder worauf sonst das Misslingen beruht, kann ich nicht sagen. Ob basophile Granulationen bei Fischen überhaupt vorkommen, können daher erst spätere, hoffentlich erfolgreichere Untersuchungen lehren.

Zur Darstellung der neutrophilen Granulationen bediente ich mich dieses Mal hier und bei den Teleosteern ausschliesslich der Ehrlich'schen Triacidfärbung.

Wie Figur III darthut, fehlen die neutrophilen Granula in den zwei- und dreikernigen Zellen (III 4 *a—c*). In diesen erscheint der Zellleib bald heller, bald dunkler roth gefärbt, die Kerne sind dunkel- oder hellblaugrün; doch gehen intensive Färbung der Zellsubstanz und des Kernes nicht Hand in Hand. Bei blasser Färbung der ersteren können die Kerne viel Farbstoff aufgenommen haben (III 4 *a*) und umgekehrt sind häufig die Kerne bei intensiver Tingirung des Protoplasma nur blass gefärbt (III 4 *c*). Sehr selten ist es, dass man Zellen der in II Reihe 3 abgebildeten Leukocytenform granulafrei antrifft (III 4 *d*).

Ebenfalls fehlen die Granula meistens der kleinzelligen

Leukocytenform (III 1 und 2). Jene Zellen, die in II Reihe 4 bei *a* und *b* abgebildet sind, haben niemals Granula. Sie zeigen die Eigenthümlichkeit, dass der Kern intensiv blaugrün gefärbt ist, während der Zellleib nur einen äusserst schwachen röthlichen Farbenton angenommen hat (III 1 *a* und *b*). Ja zuweilen ist der Zellleib ganz ungefärbt geblieben, sodass man es anscheinend mit freien Kernen zu thun hat (III 1 *c*). In letzterem Falle enthält der Kern einige dunkel tingirte Nucleolen.

Die in II Reihe 4 bei *d* und *e* gezeichnete, nur selten vorkommende Abart der kleinzelligen Leukocytenform ist entweder granulafrei oder enthält Granula. Im ersteren Falle ist bei den einen der Zellleib blassrosa, der Kern dunkelblaugrün (III 2 *a*), oder umgekehrt der Zellleib hat eine intensive, der Kern eine nur schwache Färbung angenommen (III 2 *c*). Bisweilen trifft man Zellen an, die in einer Phase ihrer amöboiden Bewegung erstarrt sind (III 2 *b*). Im anderen Falle, in welchem die Zellen Granula enthalten, sind diese Granula (III *a*—*c*) stets sehr intensiv rot gefärbt und entweder gross und dazu nur in geringer Zahl (III 3 *a* und c) oder sehr fein und dann reichlich vorhanden (III 3 *b*). Die grossen Granula findet man nur selten auf dem Kern (III 3 *a*), die feineren kommen immer in mehr oder minder beträchtlicher Menge auch auf dem Kern vor.

Das Hauptkontingent der granulahaltigen Zellen stellen die grossen einkernigen Leukocyten (III 3 *d*—*g*). Die Granula liegen stets am Kern oder um denselben herum, füllen entweder den Zellleib völlig oder nahezu völlig an (III 3 *d* und *g*) und sind dann stets von äusserster Feinheit. Oder sie sind nur spärlich vorhanden und dann entweder ziemlich voluminös (III 3 *e*) oder sehr fein und in diesem Falle zu deutlichen Gruppen angeordnet (III 3 *f*).

In den Riesenzellen endlich kommen sehr feine Granula vor, die aber unter einander zu konfluiren scheinen, sodass man nicht mehr das Bild einzelner wenn auch dicht stehender Granula hat, sondern den Eindruck erhält, als ob dunkelrothe Linien zwischen blassblaugrün gefärbten Kernen in einem blassrothen Zellleibe vorhanden seien (III 5 *a*).

Bezüglich der eosinophilen Granulationen (IV) ist zu bemerken, dass diese in den zwei- oder dreikernigen Zellen, den Riesenzellen (IV 5 *a*) und in einem Theile der kleinen Leukocytenform fehlen (IV 4 *a*—*c*). Bei den letzteren kann man

entweder in dem blassgrau gefärbten Zellleibe keinen Kern unterscheiden (IV 4 *a*), oder letzterer ist nur in seinen Randpartieen etwas intensiver gefärbt, während der Zellleib nicht einmal als schmaler Kontur zu erkennen ist (IV 4 *b*), oder endlich der Leukocyt gewährt den gewöhnlichen Anblick, nur dass der Kern dunkel-, die Zellsubstanz hellgrau gefärbt ist (IV 4 *c*).

Ein anderer Theil der kleinen Leukocytenform enthält dagegen deutliche leuchtend eosinroth gefärbte Granula (IV 2 *a*—*f*). Diese sind in den einen Zellen, deren Plasma stets hellgrau gefärbt ist, nur spärlich vorhanden, in anderen treten sie in grossen Massen auf. Die ersteren können einen schmalen Saum am Rande der Zellen bilden (IV 2 *f*), oder sie sind in mehr oder minder dichter Lagerung in eine Ecke der Zelle gedrängt (IV 2 *a* und *e*), oder endlich sie liegen über dem niemals deutlich sichtbaren Kerne (IV 2 *b*). Bei reichlicher Granulafüllung der Zelle decken die Granula entweder nur die Kernregion (IV 2 *c*), oder sie erfüllen dicht den ganzen Leukocyten (IV 2 *d*).

Die Hauptmasse der granulahaltigen Zellen liefern die in II Reihe 3 abgebildeten grossen Leukocyten. Niemals tritt hier der Kern durch besondere Färbung hervor, die Zellsubstanz selber ist blassgrau gefärbt. Die leuchtend eosinrothen Granula, die wie die in der kleinzelligen Form vorkommenden äusserst fein sind, finden sich nur sehr spärlich in wechselnder Vertheilung, von welcher die Figuren IV 1 *a*—*c* einige Beispiele liefern.

Neben Leukocyten mit eosinrothen finden sich, wenn auch äusserst selten, solche derselben Form mit dunkelorange gefärbten Granulis (IV 3 *a* und *b*). Letztere sind immer sehr gross und stets in so beträchtlicher Zahl vorhanden, dass sie die betreffenden Zellen fast völlig anfüllen. Entweder lassen sie nur eine kleine Ecke der Zelle frei (IV 3 *a*), oder sie liegen zu einer kreisförmigen Masse geballt im Centrum der Zelle von einem schmalen Plasmasaume umgeben (IV 3 *b*).

Bei Scorpaena porcus, mit welcher Art Serranus scriba hinsichtlich der Leukocyten eine so vollständige Uebereinstimmung zeigt, dass deren besondere Beschreibung erübrigt, sind vier Formen von Leukocyten zu unterscheiden (V). Man kann diese als kleinzellige, grosszellige Leukocyten, die beide nur einen Kern haben, Riesenzellen und zweikernige Leukocyten unterscheiden.

Am häufigsten ist die kleinzellige Form (V 1), deren Durchmesser zwischen 4 und 5 μ schwankt. Die Zellsubstanz bildet nur einen schmalen, knapp $^1/_2$ μ breiten Saum um den 3—4 μ grossen Kern und hat sich in Eosin-Hämatein schwach rosa gefärbt, während der Kern dunkelblau geworden ist und keinerlei feinere Struktur erkennen lässt. Neben ganz runden Zellen, in denen bisweilen die Zellsubstanz an einer Stelle etwas stärker entwickelt ist (V 1 *a*), kommen ebenso häufig zackige vor (V 1 *b*), d. h. Zellen, deren Protoplasmaleib in feine Spitzen ausgezogen ist. Ovale, wie gepresst aussehende Zellen (V 1 *c*) sind ziemlich selten und abortive Formen, in denen der Kern geschrumpft erscheint (V 1 *d*), habe ich nur wenige Male getroffen.

Die zweite Leukocytenform ist die grosszellige (V 2); in ihr tritt der Kern gegen die überwiegende Ausbildung der Zellsubstanz zurück. An Häufigkeit des Vorkommens steht sie der vorigen etwas nach. Die Zellen sind oval, ihre Durchmesser betragen 7,5 : 6 μ; der Kern liegt stets excentrisch und hat gleichfalls ovale Gestalt. Er misst 4,5 : 3 μ, kann aber auch gelegentlich (V 2 *d*) sehr viel grösser sein. Die Zellsubstanz, die sich in Eosin-Hämatein meist dunkel-, selten hellpurpurn gefärbt hat, ist entweder homogen, und das ist bei dem letzteren Farbenton der Fall (V 2 *a* und *b*), oder sie zeigt eine ganz eigenthümliche Strukturandeutung. In dunkel gefärbter Grundsubstanz sieht man zahlreiche, unmessbar feine Fädchen, die sich an vielen Stellen durch einander schlingen und dadurch eine Netzstruktur anzeigen (V 2 *c* und *d*). Die Kerne, in Eosin-Hämatein dunkelblau gefärbt, sind zuweilen gross (V 2 *d*) und dann fast kreisrund, zuweilen klein (V 2 *c*) und dann unregelmässig konturirt. Manchmal zeigen sie Andeutungen amitotischer Theilung (V 2 *b*) oder sie sind leicht halbmondförmig eingebogen (V 2 *a*); nur selten geht diese Einbiegung bis zur zwerchsackförmigen Gestalt. Immer aber haben sie einen netzförmigen Bau, der bald sehr deutlich, bald nur angedeutet ist.

Die Riesenzellen, die dritte Leukocytenform (V 3), kommen an Zahl der zweiten Form gleich. Ihre stets homogene Zellsubstanz hat sich in Eosin-Hämatein blassrosa gefärbt, während die Kerne entweder eine blassblaue (V 3 *a*) oder eine dunkelblaue (V 3 *b*) Färbung angenommen haben. Im letzteren Falle zeigen

sie immer Strukturandeutung; ihre Zahl in den Zellen schwankt zwischen 7 und 22.

Die vierte Leukocytenform endlich, die zweikernige, ist sehr selten; ich habe sie im ganzen etwa vier Mal getroffen. Die Zellen stimmen an Grösse und Aussehen mit der zweiten Leukocytenform überein, zeigen jedoch niemals Fadenstruktur. Die beiden Kerne (V 4) waren stets sehr klein, kreisrund, intensiv gefärbt und homogen und lagen dicht bei einander in einem Pole der Zelle.

Die neutrophilen Granulationen (VI) fehlen in der ersten, der kleinzelligen Leukocytenform völlig (VI 1). Diese Zellen sind meist blassroth (VI 1 *a* und *b*), seltener dunkelroth gefärbt (VI 1 c); die Kerne sind blaugrün gefärbt und in den blassen Zellen blass, in den dunklen dunkel tingirt. Ebenso fehlen die Granulationen in den zweikernigen Zellen (VI 4 *b*) und in einem kleinen Theile der zweiten Leukocytenform (VI 4 *a*).

In der Hauptmasse der zweiten Leukocytenform kommen sie als stets excentrisch gelegene dichte Anhäufungen vor (VI 2), die dem Kerne eng anliegen (VI 2 *b* und *c*), zuweilen auch ihn theilweise bedecken (VI 2 *a*). Die Granula sind sehr grob und erscheinen in den meisten Präparaten so eng neben- und übereinander gelagert, dass sie eine zusammenhängende Masse zu bilden scheinen (VI 2).

Das Gleiche ist der Fall in denjenigen Riesenzellen, in denen sie sich finden; in einem Theile dieser Zellen fehlen sie nämlich (VI 3 *c*). Sie stellen infolge ihrer Aneinanderlagerung dunkelrothe Linien dar, welche zwischen den blassblaugrün gefärbten Kernen gelegen sind (VI 3 *a* und *b*). Die Zellsubstanz selber hat sich blassrosa tingirt.

Eosinophile Granulationen (VII) kommen nicht vor, wenigstens habe ich in keiner der drei in Betracht kommenden Leukocytenformen auch nur eine Andeutung von ihnen gesehen. Auffällig ist die verschiedene Intensität der Färbung, welche die Kerne der Riezenzellen zeigen (VII 3). In VII 2 ist ein Leukocyt der zweiten Form abgebildet, dessen ungewöhnlich schmaler Kern ein fast halbringförmiges Aussehen hatte.

Bei Sargus vulgaris kommen, wie an Eosin-Hämatein-Präparaten zu erkennen ist, drei Formen von Leukocyten vor: eine kleinzellige (VIII 3), welche zugleich die zahlreichste ist,

eine grosszellige (VIII 1 und 2) und Riesenzellen (VIII 4). Letztere beiden Formen sind gleich häufig.

Das grösste Interesse bietet die grosszellige Leukocytenform wegen des überaus wechselvollen Aussehens der Kerne. Die Zellen sind oval, 7,5 μ breit 9 μ lang; die gewöhnlich excentrisch gelegenen Kerne sind entweder oval, und dann meist mit ihrer grössten Axe im Breitendurchmesser der Zelle, sehr selten (VIII 2 *d*) in deren Längsdurchmesser orientirt, sie messen 4,5 : 3 bis 2 μ. Oder die Kerne sind rund, ihr Durchmesser schwankt zwischen 2 und 4,5 μ. So kleine Zellen, wie eine solche in VIII 2 *b* abgebildet ist, gehören zu den grössten Seltenheiten. Diese Zelle ist hierher zu rechnen, da in ihr trotz ihrer Kleinheit die Zellsubstanz der im mikroskopischen Bilde vorherrschende Bestandtheil ist, während in der noch zu schildernden kleinzelligen Form der Kern überwiegt. Die Färbung der Zellsubstanz ist überall eine blasspurpurne (Eosin-Hämatein-Präparate) und fast überall treten in ihr äusserst feine Fäden auf, die wirr durcheinander geschlungen eine unregelmässige, geradezu unruhige Zeichnung des Zellleibes bedingen (VIII 1 und 2). Ueberaus selten sind Zellen dieser Form, deren Leib homogen ist (VIII 2 *a*). Die erwähnte Zeichnung, d. h. die Struktur des Zellleibes ist entweder sehr deutlich, da die Fäden relativ stark sind (VII 1 *a*, *c*; 2 *b*, *c*), oder sie ist mehr verwaschen infolge der übergrossen Zartheit der Fäden (VIII 1 *d* und 2 *d*), oder endlich beide Zustände kommen gleichzeitig mit einander vor (VIII 1 *b*, *e*).

Das wechselvolle Aussehen der Kerne bietet, wie bereits hervorgehoben, das grösste Interesse dar. In der That habe ich bei keinem der untersuchten Teleosteer bei einer und derselben Zellform eine solche Fülle verschiedener Kerngestaltungen getroffen und auch bei Scyllium nur in denjenigen Zellen, welche als in Theilung begriffen gedeutet wurden (cfr. I. Mittheilung; dies Archiv Bd. 54).

Am häufigsten trifft man die Kerne, welche in VIII 1 *a*, *b* und *c* abgebildet sind. Sie sind so blass gefärbt (in Eosin-Hämatein), dass durch sie die Struktur der Zellsubstanz hindurchschimmert; nur die Kernmembran ist dunkelblau geworden. Im Innern der Kerne erkennt man eine feinere Struktur, welche das eine Mal durch wenige dunkel tingirte Stäbchen gebildet wird (VIII 1 *a*), ein anderes Mal unter der Form zahlreicher meist

kleiner dunkler Körner (Nucleolen?) erscheint (VIII 1 *c*). Oder aber es fehlt jede Struktur; man sieht dafür im Kern einen kleinen, durch dunkle Konturirung ausgezeichneten hellen Fleck (VIII 1 *b*).

Weniger häufig sind kleine Kerne, die ebenfalls sehr blass gefärbt sind und nur eine dunkelblaue Membran besitzen, in deren Innerem einige feine gebogene Fäden zu erkennen sind, die einzeln oder zu zweien liegen oder einen kleinen Kreis bilden (VIII 1 *d*).

Sehr selten sind die Kernformen, die in VIII 1 *e* und 2 *a* und *b* abgebildet sind. In den einen Zellen (VIII 1 *e*) hat der Kern Zwerchsackform und besitzt in seinem Innern ein starres, aus relativ dicken und intensiv gefärbten Fäden gebildetes Netzwerk. In den anderen ist der Kern ringförmig gestaltet (VIII 2 *a*) und enthält zahlreiche wirr durcheinander geworfene Fäden, die eine undeutliche Struktur hervorrufen, oder endlich (VIII 2 *b*) der Kern ist ganz unregelmässig gestaltet und enthält wenige stäbchenartige Nucleolen.

Diesen Leukocyten mit blassen stehen solche mit intensiv dunkelblau tingirten und ganz homogen erscheinenden Kernen gegenüber. Von diesen sind die Zellen mit rundlichen Kernen (VIII 2 *c*) die häufigsten; sie halten an Zahl etwa den in VIII 1 *d* abgebildeten die Wage, während die Leukocyten mit stäbchenförmigem, längs gestelltem Kern die seltensten sind (VIII 2 *d*).

Die kleinzellige Leukocytenform (VIII 3) ist die weitaus häufigste. Charakteristisch ist für sie bei dieser wie bei allen übrigen von mir untersuchten Species, dass der Kern so sehr an Masse die Zellsubstanz übertrifft, dass diese im mikroskopischen Bilde fast ganz zurücktritt. Denn Zellen, wie VIII 3 *f*, sind bei allen Species eine grosse Seltenheit. Zuweilen ist die Zellsubstanz so minimal ausgebildet, dass anscheinend freie Kerne vorliegen (VIII 3 *e*); häufiger sieht man als Andeutung der Zellsubstanz feine vom Kern abstehende und blassrosa (in Eosin-Hämatein) gefärbte Spitzen (VIII 3 *d*). Die häufigsten Erscheinungen sind die Leukocyten in VIII 3 *a* und *c*, in welchen die Zellsubstanz einen wenn auch schmalen doch immerhin deutlichen Saum um den Kern bildet, während Leukocyten, in welchen Zellsubstanz und Kern an Masse einander nahezu gleich sind (VIII 3 *b*), zu den Seltenheiten gehören. Von der blassrosa oder blasspur-

purn gefärbten Zellsubstanz unterscheidet sich auf's deutlichste der stets dunkelblau tingirte Kern. Er ist in den meisten Fällen kreisrund begrenzt, Zwerchsackformen (VIII 3 *b*) bilden eine Ausnahme. Zuweilen ist er ganz homogen (VIII 3 *e* und *f*), meist kommen in ihm hellere Stellen vor, sodass eine Art feinerer Struktur wenn auch nur undeutlich angezeigt wird (VIII 3 *a*—*d*). Der Durchmesser der Zellen beträgt etwa 4,5 μ, wovon 3 μ dem Kern gehören.

Die dritte Leukocytenform wird durch Riesenzellen dargestellt (VIII 4). Diese sind von sehr wechselnder Grösse; neben solchen mit nur 4 Kernen (VIII 4 *c*) kommen andere mit 30 und mehr Kernen vor (VIII 4 *d*). Der blassroth gefärbte Zellleib ist sehr unregelmässig gestaltet und zeigt zuweilen Andeutungen amöboider Fortsätze (VIII 4 *d*). Die Kerne sind stets intensiv gefärbt und erscheinen homogen. Sie sind entweder einander an Grösse gleich, oder neben sehr grossen finden sich sehr kleine (VIII 4 *b*). Meist sind sie kreisrund begrenzt, zuweilen haben sie Stäbchenformen (VIII 4 *b* und *d*).

Die neutrophilen Granulationen fehlen in den kleinzelligen Leukocyten (IX 2) und in den Riesenzellen (IX 3) völlig. Sie kommen nur in den grosszelligen Leukocyten vor (IX 1) und erfüllen die Zellen in Form eines feinen dunkelroth gefärbten Staubes fast völlig (IX 1 *a*), oder sie sind etwas gröber und dann relativ spärlich in der ganzen Zelle vorhanden (IX 1 *b*).

Eosinophile Granulationen habe ich in meinen Präparaten nicht finden können.

Die letzte der von mir untersuchten Teleosteerspecies, Crenilabrus pavo, lässt in Eosin-Hämatein-Präparaten vier, oder vielmehr, da die in X Reihe 4 gezeichnete Form aus den in den Reihen 2 und 3 abgebildeten entsteht, drei Leukocytenformen erkennen. An Häufigkeit überwiegt hier die grosszellige Form (X 2 und 3), während die kleinzellige etwas seltener ist (X 1). Fast ebenso häufig wie letztere Form sind die Riesenzellen (X 5).

Die kleinzelligen Leukocyten (X 1), meist von kreisrunder seltener von ovaler Gestalt, haben ungefähr eine Grösse von 3,5—4,5 μ. Zuweilen ist der Protoplasmasaum so schmal und liegt so dicht dem Kern an, dass er von diesem nicht zu unterscheiden ist und das mikroskopische Bild daher freie Kerne vortäuscht (X 1 *e*). Aeusserst selten sind solche Zellen, die wie in

X 1 *f* einen aus zwei durch einen feinen Faden verbundenen Theilen bestehenden Kern besitzen. Im übrigen gleicht diese Zellform bei dieser Species im wesentlichen den kleinzelligen Leukocyten der übrigen untersuchten Teleosteer. Nur das ist hier auffällig und bemerkenswerth, dass fast niemals die Zellen im Stadium der Ruhe fixirt worden sind, sondern in verschiedenen Phasen der Bewegung. Denn der langgestreckte Leukocyt mit dem stäbchenförmigen Kern, der in X 1 *c* abgebildet ist, zeigt offenbar eine in Ortsveränderung begriffene und darum in der Form hochgradig veränderte Zelle, während die in X 1 *a* und *b* abgebildeten Leukocyten unstreitig zwei, eine solche Locomotion vorbereitende Phasen darstellen und die in X 1 *d* abgebildete das noch nicht völlig eingetretene Ruhestadium repräsentirt. Die Kerne sind meist vollkommen homogen, nur selten sieht man in ihnen einen deutlichen Nucleolus (X 1 *a*) oder eine unklare Figur (X 1 *e*).

Die grosszellige Leukocytenform (X 2 und 3) wird durch kreisrund oder oval begrenzte Zellen dargestellt, die einen unregelmässig gestalteten, selten ovalen Kern besitzen. Es weicht diese Leukocytenform bei dieser Species infolge der eben erwähnten unregelmässigen Kerngestalt ganz bedeutend von den gleichen Gebilden der übrigen untersuchten Teleosteer ab, sodass die Sonderstellung, welche Crenilabrus pavo infolge seiner doppelten Erythrocytenform einnimmt, durch die hier geschilderten Thatsachen noch vermehrt wird.

Die Zellsubstanz hat sich im allgemeinen blasspurpurn (in Eosin - Hämatein), selten dunkelpurpurn tingirt und auch die Kerne sind in der gleichen Farbstoffkombination meist blass-, seltener dunkelblau gefärbt. Die Zellsubstanz bietet wenig Einzelheiten dar, da sie gewöhnlich ganz homogen ist. Treten in ihr (X 3 *c*) Andeutungen einer fädigen Struktur auf, so weisen diese auf einen beginnenden Zerfall hin, von dem noch zu sprechen sein wird.

Die blass gefärbten, meist excentrisch gelegenen Kerne haben zuweilen mehrere kleine Nucleolen (X 2 *a*) oder nur einen einzigen, der dann fast immer excentrisch gelegen ist (X 2 *b*). Oder sie zeigen keine feinere Struktur, liegen dann central in den betreffenden Zellen und haben häufig dicht neben sich ein kleines rundliches, wie sie selber blass gefärbtes Korn (X 2 *c*). Die intensiv gefärbten Kerne liegen stets excentrisch und sind homogen

(X 2*d*). Nicht allzuselten sind Leukocyten, welche zwei Kerne oder wenigstens einen in Theilung begriffenen Kern enthalten. Ist die Theilung erst im Beginn, dann ist der Kern blass gefärbt, die Einschnürung nur gering, sodass die bekannte bisquitförmige Figur zu erkennen ist (X 3*a*), oder aber die Theilung ist nahezu vollendet, die beiden neugebildeten, jetzt intensiv gefärbten und kleinen Kerne hängen nur noch durch eine fadenartige Brücke miteinander zusammen (X 3*b*).

In X 2*e* ist eine Zelle gezeichnet, deren Kern einen unregelmässig konturirten Halbring darstellt und eine intensive Färbung besitzt. Hiermit ist eine Veränderung eingeleitet, deren Resultat der schliessliche Zerfall des Leukocyten ist. Der Kern verändert sich weiter, er schrumpft unter zunehmender Intensität der Färbung entweder immer mehr zu einem stäbchenartigen Gebilde (X 3*c*), oder er bekommt unter Verminderung seines Durchmessers rundliche Gestalt, seine ungleichartige innere Struktur kann zugleich die Anwesenheit eines Nucleolus vortäuschen (X 4*a*). Denn der Kern dieser eben erwähnten Zelle ist ein geschrumpfter und nicht etwa, wie man vielleicht glauben könnte, ein normaler von geringem Umfange. Pari passu mit der Kernschrumpfung geht einher das Auftreten einer fädigen Struktur im Zellleibe (X 3c). Anfänglich sind diese Fäden sehr zart, sie erscheinen wirr durcheinander geworfen und haben dann in Eosin-Hämatein einen blass purpurnen Ton angenommen. Mit der weiteren Kernschrumpfung werden die Fäden stärker, bilden jetzt ein mehr oder weniger dichtes Netz und färben sich leuchtend roth in der genannten Farbstoffkombination.

Nunmehr setzt der Zerfall ein. Es löst sich das Netz, die Zelle besteht nur noch aus dicht nebeneinander liegenden mittelfeinen Körnern, welche sich leuchtend roth gefärbt haben (die ursprünglichen Netzfäden) (X 4*a*). Diese Körner weichen allmählich mehr auseinander und beginnen sich stellenweise von der Zelle abzulösen (X 4*b*). Die Ablösung macht weitere Fortschritte, schliesslich bleibt nur noch ein kleiner Rest von Körnern um den Kern zurück, der dann jedenfalls der völligen Zerstörung anheim fällt. Selbstverständlich sind vollkommen zerstörte Zellen nicht mehr sichtbar, doch dürfte an diesem Endresultate des Prozesses nicht zu zweifeln sein.

Was endlich die Riesenzellen anlangt (X 5), so gleichen sie

denen der übrigen hier behandelten Teleosteer vollkommen. Es sind solche mit nur wenigen und andere mit sehr vielen Kernen vorhanden, welch letztere stets einen oder mehrere Nucleolen erkennen lassen. Der Zellleib selber zeigt Andeutungen einer amöboiden Bewegung.

Die neutrophilen Granula finden sich ausschliesslich in der grosszelligen Leukocytenform. In blassroth gefärbter Grundsubstanz liegend erfüllen sie entweder in Form grober, dunkelroth gefärbter Körner den Zellleib ganz dicht und lassen nur einen Kernpol frei (XI 1 *a* und *b*), oder sie sind blasser gefärbt und kommen nur relativ spärlich vor (XI 1 *c*); auch diese Granula sind sehr stark. Zuweilen trifft man Zellen, in denen sich der Kern nicht gefärbt hat und welche nur wenige zerstreut stehende grobe Granula enthalten (XI 2).

Die Färbung für eosinophile Granulationen konnte ich mangels genügenden Materiales bei dieser Species nicht vornehmen.

Soweit die Thatsachen.

Das Hauptergebniss meiner in dieser und in der I. Mittheilung niedergelegten Untersuchungen ist wohl in der Feststellung des überaus wechselvollen Verhaltens der Erythrocyten wie der Leukocyten der Fische zu sehen. Das Vorkommen zweier deutlich verschiedener und durch keinerlei Uebergänge verbundener Erythrocytenformen bei Crenilabrus pavo, die ausgiebige Erythrocytolyse im kreisenden Blute von Scyllium catulus und Sargus vulgaris, ohne dass es zur Bildung von Blutplättchen käme, ihr Fehlen bei anderen Species, die Neubildung von Leukocyten im kreisenden Blute von Scyllium catulus, der Untergang von Leukocyten bei Scyllium und bei Crenilabrus pavo, die Verschiedenartigkeit der feineren Struktur in den grosszelligen Leukocyten bei Scorpaena und Sargus einerseits und bei Crenilabrus andererseits, die merkwürdigen Eigenthümlichkeiten im färberischen Verhalten der Granula bei Scyllium und Accipenser, das vollkommene Fehlen der eosinophilen Granulationen bei den Teleosteern etc. etc.: all das zeigt an, dass das kreisende Blut der Fische ein vielfach anderes Verhalten darbietet, wie das der höheren Vertebraten, speciell der

Säuger. Worauf diese bedeutsame Differenz beruht, konnte ich bei meinen Untersuchungen nicht feststellen. Es lag auch eine Ausdehnung der Arbeit nach dieser Richtung hin nicht in meiner Absicht, die vielmehr nur darin bestand, das Thatsächliche überhaupt erst einmal zu erkennen. Die Arbeit wirft daher mehr die Probleme auf, als dass sie solche löst. Es wird weiterer Untersuchungen bedürfen, die erstens die Fische des süssen Wassers zu berücksichtigen und zweitens auf die Blut bildenden Organe einzugehen hätten, um alle sich auf Grund vorstehender Mittheilungen erhebenden Fragen beantworten und so die Basis zu einer vergleichenden mikroskopischen Anatomie des Blutes erlangen zu können.

Berlin, Januar 1900.

Erklärung der Figuren auf Tafel VI.

Die Figuren sind bei Zeiss Compens.-Ocular 8, homogene apochromatische Imm. Brennweite 1,5 (numer. Ap. 1,30) gezeichnet.

Fig. I. Erythrocyten (nach Eosin-Hämatein-Färbung).
- *a*) Accipenser ruthenus,
- *b*) Scorpaena porcus,
- *c*) Serranus scriba,
- *d*) Sargus vulgaris,
- *e*) Crenilabrus pavo.

Fig. II—XI Leukocyten.

Fig. II. Accipenser ruthenus. Eosin Hämatein.
Fig. III. Accipenser ruthenus. Triacid.
Fig. IV. Accipenser ruthenus. Eosinophile Färbung.
Fig. V. Scorpaena porcus. Eosin-Hämatein.
Fig. VI. Scorpaena porcus. Triacid.
Fig. VII. Scorpaena porcus. Eosinophile Färbung.
Fig. VIII. Sargus vulgaris. Eosin-Hämatein.
Fig. IX. Sargus vulgaris. Triacid.
Fig. X. Crenilabrus pavo. Eosin-Hämatein.
Fig. XI. Crenilabrus pavo. Triacid.

Ueber die Einzelheiten in den Figuren cfr. Text.

(Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.)

Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut.

Von

Dr. **Franz Weidenreich,**
Assistent am anatomischen Institut.

Hierzu Tafel VII u. VIII.

Nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse müssen wir die menschliche Epidermis als ein Gewebe betrachten, das sich aus übereinander geschichteten Lagen epithelialer Zellen zusammensetzt, die gegen die Peripherie einer allmählich fortschreitenden Veränderung nach der morphologischen und physiologischen Seite unterworfen sind. Dieser Process characterisirt sich als ein degenerativer, welcher in der zunehmenden mangelhaften Ernährung seinen Grund hat und schliesslich zum völligen Absterben der Zelle führt; er unterscheidet sich aber von ähnlichen Vorgängen im wesentlichen dadurch, dass die todte Zelle nicht einer Auflösung anheimfällt, sondern sich infolge mechanischer Einwirkung aus dem allgemeinen Zellverbande des Körpers loslöst; dabei ist aus einem kernhaltigen, weichen und protoplasmareichen Gebilde ein kernloses, trockenes und für chemische Reagentien äusserst widerstandsfähiges Schüppchen geworden, das man als verhornt bezeichnet. Der Ersatz für die von der Oberfläche des Körpers verloren gegangenen Zellen wird von einer am weitesten basal gelegenen Zelllage geliefert, die sich ausschliesslich die Fähigkeit der Fortpflanzung bewahrt hat. Indem die Epidermiszellen von dieser Basalschicht nach der Peripherie zurücken, vollziehen sich in ihnen die oben angedeuteten Umwandlungen, und da diese schichtweise ihre am meisten characteristische Ausbildung erfahren, imponiren die Zellreihen jeweils als besondere Lagen, die sich mehr oder weniger scharf von den darunter- oder darüberliegenden abzugrenzen scheinen und die man nach dem Vorwiegen des einen oder des anderen Merkmals mit entsprechenden Namen bezeichnet hat. Eine Untersuchung über das Wesen der

Verhornung kann sich also niemals ausschliesslich auf eine dieser Lagen beschränken, sondern muss sich auf die ganze Epidermis ausdehnen, um eine Ableitung des Gewordenen aus dem Vorhergehenden finden zu können. Diesem Grundsatz entsprechend habe ich alle Schichten der Epidermis zur Untersuchung herangezogen, deren Resultate ich im Folgenden mittheile; ich werde dabei mit der Beschreibung des Stratum Malpighi beginnen, um dann der Reihenfolge nach die anderen Schichten abzuhandeln. Zuvor halte ich es jedoch für nothwendig, mich hier über die Untersuchungsmethoden kurz zusammenfassend zu äussern; auf Einzelheiten werde ich noch an den betreffenden Stellen der Abhandlung zurückzukommen haben.

Untersuchungsmethoden.

Was zunächst das Material angeht, so verwendete ich nur Epidermis, die entweder durch Operation gewonnen und sofort in die Fixirungsflüssigkeit eingelegt worden war oder aber sobald als möglich nach dem Tode, höchstens aber sechs Stunden nach demselben, der Leiche entnommen wurde. Zur Anfertigung von Schnitten bediente ich mich stets nur des Materials aus der ersten Quelle, während das aus der letzteren für Maceration und Verdauung verwendet wurde. Gestützt auf die Angaben von Zander (66) habe ich geglaubt, davon absehen zu können, die Oberhaut aller Körperstellen zur Untersuchung heranzuziehen und mich nur auf Vola manus und Planta pedis einerseits, auf Rücken-, Schenkel- und Brusthaut andererseits beschränkt. Auch von der Haut der Planta pedis der Katze wurden Präparate angefertigt. Schnitte von frischem Material wurden nur zur Orientirung über Lagebeziehung und Beschaffenheit von Keratohyalin und Eleidin benutzt.

Als Fixirungsflüssigkeit verwendete ich Alkohol, Formol in 10% Verdünnung des käuflichen Formalins, Zenker'sche Flüssigkeit und Sublimat-Kochsalzlösung; über den Werth des einen oder des anderen Mittels werde ich mich im Verlaufe der Abhandlung zu äussern haben. Zur Einbettung bediente ich mich des Paraffins; Versuche mit überhitztem Paraffin nach Graf Spee hatten weder Vor- noch Nachtheile gezeigt. Bekanntlich huldigt man vielfach der Ansicht, dass zur Einbettung Celloidin vorzuziehen wäre, weil die Härte der Stücke es sonst erschwere oder unmöglich mache, genügend dünne Schnitte zu erhalten. Diese Befürchtung

habe ich indessen nicht bestätigt gefunden, vielmehr ist es mir fast immer gelungen, eine Schnittdicke von 2,5 oder 5,0 μ, gelegentlich sogar noch eine geringere zu erreichen. Dabei sind allerdings gewisse Kautelen zu berücksichtigen. Vor allem empfiehlt es sich, die Kutis schon vor dem Einlegen soweit als möglich zu entfernen, was man am besten dadurch bewirkt, dass man die Epidermis mittels eines scharfen Rasirmessers flach abträgt; dann dürfen die Stücke nicht zu gross sein und niemals länger als absolut nothwendig in den durchtränkenden Medien bleiben, um unnöthiges Hartwerden zu vermeiden. Beim Schneiden stellt man das Messer schräg, etwa in einem Winkel von 45° zum Schlitten und schneide stets, wie Kromayer (30) angibt, vom Stratum corneum gegen die Kutis. Für die weitere Behandlung empfiehlt es sich jedoch nicht, dessen Angaben zu befolgen und die Schnitte in Schalen von Paraffin zu befreien und dort zu färben, sondern nach den allgemeinen Regeln der histologischen Technik mit Wasser aufzukleben und auf dem Objectträger weiter zu behandeln.

Als Färbemittel bediente ich mich theils der Kromayer'schen Modification der Weigert'schen Färbung (30), die mir ausgezeichnete Resultate gab, dann aber vorwiegend der Heidenhain'schen Eisen-Hämatoxylinfärbung, der ich eine Behandlung mit Bordeaux vorangehen oder eine solche mit Rubin folgen liess; mit dieser Methode ist es mir gelungen, einzelne Gebilde in besonderer Schönheit und Deutlichkeit zur Anschauung zu bringen. Weiterhin färbte ich noch mit Hämalaun und der van Gieson'schen Picrinsäure-Fuchsinmischung. Ein Versuch mit dem von Herxheimer (22) empfohlenen Cresylechtviolett gab keine günstige Resultate.

Macerirt wurde in der Wärme entweder in physiologischer Kochsalzlösung oder in Eindrittelalkohol, dem bis zur Sättigung Salicylsäure zugesetzt war; dabei wurde mit Vortheil eine Spur Methylviolettlösung der Macerationsflüssigkeit beigemischt, da die Eigenschaft der Keratohyalinkörner, diesen Farbstoff begierig aufzunehmen, die Orientirung über die Lage der zur Untersuchung entnommenen Hornzellen wesentlich erleichtert. Die isolirten Zellen wurden entweder ungefärbt betrachtet oder mit einer concentrirten wässerigen Methylviolettlösung oder auch nach den An-

gaben von Rausch (49) mit polychromsaurem Methylenblau behandelt.

Zur Verdauung gebrauchte ich die von Unna (63) empfohlene Pepsin-Salzsäuremischung (Acid. muriat. 1,0, Pepsin 0,5, Aqu. 100,0) bei einer Temperatur von 42°, der die Objecte 12 Stunden bis 8 Tage oder länger ausgesetzt blieben; die Verdauung wurde sowohl an ganzen Stücken der Epidermis als auch an Schnitten vorgenommen. Im ersteren Falle wurden die Zellen dann entweder isolirt und ungefärbt oder nach den obigen Angaben gefärbt untersucht, oder nach mehreren Tagen, ehe der Zellverband zu sehr gelockert war, ausgewaschen, in Alkohol gehärtet und dann geschnitten. Bei der Verdauung der Schnitte zeigte sich der Nachtheil, dass die verdaute Hornschicht trotz sorgfältiger Entfettung des Objectträgers sich loslöste und davon schwamm; diesem Missstande begegnete ich mit Erfolg dadurch, dass ich die Objectträger nicht in ein Glas mit der Verdauungsflüssigkeit stellte, sondern diese tropfenweise auf die vom Paraffin befreiten Schnitte goss und dann den Träger wagerecht in einer feuchten Kammer in den Brutofen brachte. Die verdauende Wirkung war dieselbe, nur dass jetzt die Schnitte in der Mehrzahl auf dem Glase haften bleiben; in diesem Falle geschah die weitere Behandlung nach Abwaschen der Verdauungsflüssigkeit wie üblich; hatten sich aber doch noch einzelne Schnitte losgelöst, so wurde die Verdauungsflüssigkeit mit Filtrirpapier abgesogen und durch Wasser ersetzt, das dann wieder zum Aufkleben diente. Die Färbung solcher Schnitte geschah mit Hämalaun oder Heidenhain-schem Eisenhämatoxylin.

Stratum Malpighi.

Die unterste Schicht des Strat. Malp. besteht bekanntlich aus eigenthümlichen cylinderförmigen Zellen, die der Kutis unmittelbar aufsitzen. Herxheimer (21) gelang es, in dieser Lage mit Hilfe der Weigert'schen Fibrinmethode lange, spiralig gewundene Fäden nachzuweisen, die sich 2 bis 3 Zellreihen tief in die Epidermis hinein fortsetzen sollten. Während Eddowes (11) diese Spiralen für Fibrin hielt, dem eine intercellulare Lage zukäme, sprachen sie Kromayer (28) und Rabl (42) für echte Protoplasmafasern an, Herxheimer und Müller (24) glauben sie als Zellconturen auffassen zu müssen, derart, dass sie

Anschnitte einer homogenen, die Zelle umschliessenden Membran wären. Dieser Standpunkt wurde in einer späteren Arbeit (22) von Herxheimer dahin präcisirt, dass diese Membran nur „verdichtetes und stärker tingirbares“ Protoplasma wäre. Nach Beneke (3) sind die Fasern ebenso wie die des übrigen Strat. Malp., denen er sie also gleichstellt, cuticulare, membranartige Bildungen; für Kunstproducte infolge der bei der Weigert-schen Fibrinmethode zur Anwendung gebrachten schrumpfenden Reagentien, wie Alkohol, Anilin und Xylol sind sie von Ehrmann (12) und Schütz (54) gehalten worden.

Ich habe die fraglichen Spiralen auf Schnitten von Haut, die in Alkohol oder Zenker'scher Flüssigkeit gehärtet, 2,5 μ dick geschnitten und mit Heidenhain'schem Eisenhämatoxylin bei nachfolgender Rubinfärbung behandelt war, ebenso deutlich wie mit der Kromayer'schen Methode darstellen können. Fig. 1 gibt eine Stelle eines derartig gefärbten Präparates wieder. Die Möglichkeit, die Fasern mit einer von dem Weigert'schen Verfahren oder seinen Modificationen verschiedenen Färbung darzustellen, entkräftet sofort die Annahme derer, die sie für Artefacte halten. Die austrocknende Wirkung des Anilins und Xylols, mit denen die Schnitte bei der Färbung überhaupt nicht in Berührung kommen, kann also ihre spiralige Form nicht herbeiführen. Das Einzige, was noch etwa eine Schrumpfung bei der obigen Behandlung verursachen könnte, wäre die Fixirung und diese Möglichkeit wäre bei den mit Alkohol fixirten Präparaten a priori zuzugeben. Nun erhält man aber die Spiralen in gleicher Weise, wenn man den Alkohol ausschaltet und die Hautstücke in Zenker'scher Flüssigkeit fixirt; an Stelle der vielleicht schrumpfenden, tritt dann in letzterem Mittel eher die quellende Wirkung der in ihr enthaltenen Müller'schen Flüssigkeit und des Eisessigs. Wenn man einen Unterschied zwischen den nach der alten und den nach meiner Angabe dargestellten Fasern constatiren will, so würde er höchstens darin bestehen, dass die Spiralen etwas dünner und weniger stark gewunden erscheinen; die Differenz ist jedoch nach dieser Seite hin, wie die Abbildung zeigt, nur eine minimale, sodass ich glaube, soviel als feststehend aufstellen zu können: Die Herxheimer'schen Spiralen sind keine durch die Fixation oder durch das Färbeverfahren bedingten Kunstproducte; sie sind von Natur

aus spiralförmig, auf die Deutlichkeit ihrer Form übt dagegen die Behandlung einen geringen Einfluss aus.

Die Frage nach dem intra- oder intercellularen Verlauf kann auf Grund derselben Präparate rasch erledigt werden. Niemals verlaufen die Fasern innerhalb des Intercellularraums zwischen zwei Zellen. Man sieht allerdings gelegentlich Bilder, wie sie in Fig. 1 bei *a* dargestellt sind, dass nämlich eine einzelne Spirale ohne Zusammenhang mit einer Zelle erscheint; auf die Deutung dieses Phänomens werde ich unten zurückkommen. Dass es sich hiebei jedoch nicht um ein isolirtes, sondern um ein einer Zelle angehöriges Gebilde handelt, wird ohne weiteres klar, wenn man beachtet, dass eine solche Faser beiderseits von einem von Brücken durchzogenen Intercellularraum umgeben ist. Spiralen ohne deutliche Beziehung zu einer Zelle habe ich niemals sehen können.

Die Ansicht Eddowes', dass die Spiralen aus intercellular gefälltem Fibrin beständen, scheint mir durch Herxheimer und Müller genügend widerlegt; von einer intercellularen Lage kann, wie eben gesagt, keine Rede sein.

Was nun die Art der Fasern betrifft, so halte ich mit Kromayer und Rabl für feststehend, dass es sich um echte Protoplasmafasern handelt. Ihren Verlauf hat Kromayer genau beschrieben; ich habe dem nichts hinzuzufügen. Letzterem gegenüber möchte ich nur ihre durchaus periphere Lagerung hervorheben, so dass auf einem Halbirungsschnitt durch die Zelle parallel mit der Faserrichtung niemals noch eine Zone faserlosen Protoplasmas gegen den Intercellularraum hin zu beobachten ist. Auch auf Querschnitten bilden die Fasern stets einen peripheren Ring um die Zelle. Aus eben solchen Schnitten geht aber auch hervor, dass nicht, wie Kromayer (31) anzunehmen scheint, das Protoplasma nur aus Fasern besteht, vielmehr ist gelegentlich zwischen ihm und dem Kern eine allerdings dünne Lage von homogenem Protoplasma nachweisbar, in der ich wie Herxheimer und Müller ab und zu feine Fasern beobachten konnte. Jedenfalls sind die Spiralen nicht als Querschnitte einer Membran zu betrachten d. h. einer homogenen Schicht differenzirten Protoplasmas; dagegen spricht einmal, dass es nie gelingt, eine Flächenansicht einer solchen Membran zu Gesicht zu bekommen; stets haben die Zellen,

die sich von ihrer Vorderfläche präsentiren, einen faserigen Bau (*b* bei Fig. 1 gibt davon ein deutliches Bild); zweitens aber zeigt ein Querschnitt, der genau senkrecht zum Verlauf der Spiralen getroffen ist, nie einen continuirlichen Kreis, sondern setzt sich aus einzelnen Punkten zusammen, die eben Querschnitte von Fasern darstellen, zwischen welchen homogenes Protoplasma nachweisbar ist. Meine Bilder stimmen darin völlig mit denen Kromayers überein, so dass ich von einer Wiedergabe derselben Abstand nehmen kann. Gleichmässigen, ringförmigen Conturen, wie sie Herxheimer und Müller (Taf. IV Fig. 3) abbilden, können zweierlei Fehlerquellen zu Grunde liegen; einmal werden solche geschlossenen Ringe vorgetäuscht, wenn der Schnitt nicht genau senkrecht zur Faserrichtung geführt ist, weil man dann keine isolirten Punkte, sondern kurze Striche erhält, die im optischen Bilde schon bei Schnitten von etwas über 5 μ an den Enden in einander überzugehen scheinen, dann aber auch, wenn der Schnitt nicht genügend differenzirt ist, weil dann die zwischen den Fasern gelegenen Protoplasmatheile den Farbstoff noch nicht abgegeben haben. Fasern, wie in Fig. 1 bei *a* abgebildet, erhält man dann, wenn zufällig die äusserste Peripherie einer Zelle gerade angeschnitten wird oder wenn, wie Rabl hervorhebt, die Platten von Flügelzellen aus der zweiten Schicht der Epidermis auf dem Querschnitte getroffen werden.

Was die Intercellularbrücken angeht, so erstrecken sich diese zwischen den Spiralfasern in ihrer ganzen Ausdehnung bis zur Kutis. Knötchenförmige Anschwellungen in der Mitte der Brücke waren stets mehr oder weniger deutlich nachweisbar. Wenn Herxheimer und Müller sie nicht beobachten konnten, so trägt die Schuld daran die Methode; bedient man sich zur Färbung des Eisenhämatoxylins, so sind sie stets bei sorgfältig darauf gerichteter Differenzirung als intensiv schwarze, meist spindelförmige Gebilde nachweisbar. Die Brückenfasern konnte ich hier nicht weiter als bis zur Zelloberfläche verfolgen; die Intercellularräume reichen bis unmittelbar zur Kutis herab. Die Basalzelle ist bekanntlich in ihrem oberen Theile, wo sie den Kern in sich birgt, oval, unterhalb desselben zeigt sie eine deutliche Einschnürung und bildet dann nach unten einen abgestumpften Kegel, dessen Basis der Kutis aufsitzt; dementsprechend zeigen die am beiderseitigen Zellrande verlaufenden Spiralfasern

eine gegen die Mittellinie der Zelle gerichtete Einbuchtung unterhalb des Kerns, um dann wieder von einander zu divergiren; dabei erreichen sie mit ihrem Ende die Spiralfasern der Nachbarzelle und grenzen so die Intercellularräume gegen die Kutis zu ab. Aus Fig. 1 wird dies deutlich. Entsprechend der Zellcontur erscheinen die Intercellularräume weiter oder enger, die Brücken länger oder kürzer, ohne dass sich in dem Aussehen ihrer medialen Anschwellung eine Aenderung nachweisen liesse.

Neben den Spiralfasern hat Herxheimer (21) noch eigenthümliche büschelförmig angeordnete Fasern beschrieben, die er selbst für Protoplasmafasern hält. Kromayer (28) glaubt, dass diese Büschel in der Weise zu Stande kämen, dass die Protoplasmafasern benachbarter Zellen den Raum zwischen sich ausfüllen; die Büschel würden sich demnach aus verschiedenen Zellen zusammensetzen. Ich vermag dieser Anschauung nicht beizutreten. Die sog. Büschel liegen stets in dem als kegelformig beschriebenen Basaltheil der Zelle und werden durch die Spiralfasern von dem Intercellularraum abgegrenzt. Ein Theil der Büschelfasern setzt sich nach oben hin gegen die Spiralfasern zu fort und verläuft mit diesen um den Kern herum, ein anderer hört kurz abgeschnitten unter diesem auf. Wie oben beschrieben, umgibt eine äusserst schmale Zone von Protoplasma den Kern, in deren Peripherie eben die Spiralfasern verlaufen; gegen die Kutis zu breitet sich aber das Protoplasma nach einer deutlichen Einschnürung unmittelbar unterhalb des Kernes aus; die Fasern sind also in dem Kerntheil der Zelle auf eine enge Zone zusammengedrängt, in der Basis vermögen sie sich dagegen auszudehnen, sie strahlen gewissermaassen gegen die Kutis zu aus; dabei bleiben die stärksten stets in der Peripherie des Protoplasmas, sie stellen die Spiralfasern dar, während die schwächeren die übrige Protoplasmamasse durchziehen. Durch dieses Ausstrahlen von der verengten Stelle her gegen die Kutis zu entsteht die Büschelform, jedes Büschel besteht also aus Fasern einer einzigen Zelle. Wäre Kromayer's Angabe richtig, so müssten zwischen den Büscheln selbst wieder Intercellularräume- und Brücken nachweisbar sein, das ist jedoch nie der Fall; nur an ihrem äussersten Ende nähern sich die Spiralfasern der benachbarten Zellen und bilden so die Intercellular-

räume von unten her begrenzend die Trennung des Epithels gegenüber der Kutis.

Alle Fasern einer Zelle und ebenso die ihrer Nachbarzellen reichen gleich weit herab, so dass also die Epidermis gegen die Lederhaut durch eine gleichmässige Linie abgesetzt erscheint. Niemals lässt sich feststellen, dass die Fasern einer Epidermiszelle tiefer in die Kutis herabreichen, als die einer anderen. Färbt man die Schnitte, die mit Eisenhämatoxylin behandelt waren, mit Rubin nach, so erscheinen die Fasern der Epidermis schwarz oder dunkelbraun, die der Kutis roth (Fig. 1). Loeb (33) und Beneke (3) haben die Behauptung aufgestellt, dass Fasern der Epidermis direkt in solche der Kutis übergehen sollen. Ein derartiges Verhalten konnte ich gleichfalls niemals konstatiren, die schwarzen Fasern hören vielmehr an einer bestimmten Grenze plötzlich auf, und die rothen fangen dort an; ein Zusammenhang, der sich doch dadurch charakterisiren müsste, dass einmal die schwarze Färbung weiter herabreicht oder die rothe weiter hinauf, existirt also nicht. Dagegen sieht man deutlich Fasern aus der Kutis gegen den basalen Theil der Epidermiszelle zu ausstrahlen. Ueber ihr näheres Verhalten vermag ich mit Sicherheit nichts auszusagen, was ja hinreichend durch die ausserordentliche Feinheit der Gebilde auch bei den stärksten Vergrösserungen erklärlich ist. Es ist jedoch aus genetischen Gründen wahrscheinlich, dass ein Eindringen von Kutisfasern in das Protoplasma der Epidermiszelle selbst auszuschliessen ist. Vielmehr scheint die Verbindung beider Lagen durch Ineinandergreifen hergestellt zu sein und zwar derart, dass ebenso wie die Fasern der Epidermiszelle auch das übrige Protoplasma gegen die Basis zu auseinanderweicht, das Protoplasma also gewissermassen ausgefranst ist. Zwischen diese ausgefransten Protoplasmaparthieen dringen nun die Fasern der Kutis ein, ohne aber in die Protoplasmafasern oder in das übrige Protoplasma überzugehen.

Der Zusammenhalt beider Theile wird wahrscheinlich durch eine Kittsubstanz bewerkstelligt. Dass jedenfalls die Verbindung zwischen Kutis und Epidermis eine leicht lösliche ist, geht aus den Angaben von Philippson (38) und Loewy (34) hervor, nach denen schon eine $^1/_3$—$^1/_4$ % Essigsäurelösung, vielleicht jede organische- oder Mineralsäure, genügen soll, eine glatte Trennung herbeizuführen. Wie Rabl (42) treffend betont,

macht dieses Verhalten das Vorhandensein einer Kittsubstanz äusserst wahrscheinlich, schliesst dagegen einen Zusammenhang durch elastische Fasern, die sich nach den Angaben von Schütz (54) direkt in die Fasern der Epidermis fortsetzen sollen, mit Sicherheit aus.

Wenn ich nunmehr zu der Betrachtung der Zellen des eigentlichen Strat. Malp. übergehe, so habe ich mich über folgende Punkte zu äussern:

I. über den Bau der Zelle,
II. „ „ Verlauf der Portoplasmafasern,
III. „ die Membran und die Intercellularstructur.

I. Durch die Entdeckung Ranvier's (46), dass das Protoplasma der Zelle des Strat. Malp. einen fibrillären Bau zeige, ist die Aufmerksamkeit aller folgenden Beobachter mehr oder weniger auf die Art und den Verlauf dieser faserigen Structur gerichtet worden. So kam es, dass, trotzdem Ranvier selbst noch von einem interfibrillären Protoplasma spricht, in den meisten Arbeiten ein Hinweis auf den Theil des Protoplasmas fehlt, der neben den Fibrillen die Zelle ausmacht. Soweit ich die Literatur übersehe, war es Unna (61), der zum ersten Mal wieder die Aufmerksamkeit auf jenen zwischen den Fasern gelegenen Theil des Protoplasmas lenkte. Nach ihm würde sich das „Epithelprotoplasma" aus einem Spongioplasma und einem Granoplasma zusammensetzen. Das erstere soll eine homogene, durchsichtige und sehr schwer färbbare Masse sein, welche die Epithelfaserung und den Kern allseitig umhüllen und sich auch etwas auf die Intercellularbrücken fortsetzen soll, während das letztere in Hohlräumen der spongiösen Substanz als körniger Wandbelag oder als mehr oder weniger dicht gepresste Körner oder Bröckel seine Lage haben soll. Beide Substanzen sollen das eigentliche Substrat der Verhornung bilden. Neuerdings hat Herxheimer (22) gleichfalls das Vorhandensein eines „Epithelprotoplasmas" beschrieben. Mit Hilfe einer Cresylechtviolettfärbung ist es ihm gelungen, einen netzförmigen Bau des Protoplasmas nachzuweisen, der also Unna's Spongioplasma entsprechen würde, dagegen erklärt er die Körnelung d. h. das Granoplasma für eine pathologische oder postmortale Erscheinung. Ihm ist dieser netzförmige Bau ein Beweis dafür, dass das Protoplasma wabige Structur im Sinne Bütschli's habe, die Netze wären nichts anderes

als querdurchschnittene Wabenwände. Die erst aufgestellte Behauptung, dass die Protoplasmafasern durch Fixirung und Färbung sich als Fasern darstellende Wabenwände wären, hat er jedoch in einer späteren Mittheilung (23) auf Grund eines besseren Differenzirungsverfahrens zurückgenommen und lässt nun die Protoplasmafasern innerhalb der Wabenwände verlaufen. Ich habe mich zur Darstellung dieses Theiles des Protoplasmas der von Herxheimer angegebenen Methode bedient, ohne jedoch trotz genauer Befolgung der empfohlenen Fixirung und des Färbeverfahrens zu günstigen Resultaten zu kommen. In zwei Punkten bin ich allerdings von seinen Angaben abgewichen, einmal habe ich nicht in Celloidin, sondern in Paraffin eingebettet und dann habe ich nicht Schnitte von 8 μ, sondern von 2,5 μ gemacht; trotzdem erhielt ich stets ein negatives Resultat. Bilder, wie sie Herxheimer in Fig. XII abbildet, habe ich zwar gelegentlich sehen können, aber ich gestehe offen, dass ich nicht den Muth habe, auf Grund dieser absolut nicht specifisch erscheinenden Färbung eine Theorie über den Bau des Protoplasmas der Epidermiszellen aufzustellen. Das einzige, was ich mit dieser Methode finden kann, ist eine Bestätigung der Herxheimer'schen Angaben, dass die Fasern, bes. auch die Intercellularbrücken, einen mehr bläulichen Ton haben gegenüber einem mehr röthlichen des übrigen Protoplasmas. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin und Nachbehandlung mit Rubin gelingt es jedoch, genügend dünne Schnitte soweit zu differenziren, dass die Fasern dunkelbraun oder schwärzlich hervortreten, während der übrige Zellbestandtheil roth gefärbt wird. Dieser Theil macht bald den Eindruck eines mehr granulirten, bald den eines mehr gerüstartigen Baues (Fig. 2), sodass ich nicht in der Lage bin, mich in dieser Hinsicht bestimmt zu äussern. Nur gegenüber der Annahme Herxheimer's, dass die Protoplasmafasern in den Wabenwänden verlaufen sollen, möchte ich betonen, dass die Fasern viel zu dick sind, als dass ein derartiger Verlauf in den nach der Herxheimer'schen Darstellung in der oben erwähnten Figur ausserordentlich schmalen Wabenwänden möglich wäre. Jedenfalls aber dürfen wir soviel als feststehend annehmen, dass die Zellen des Str. Malp. neben den Fibrillen noch eine deutliche protoplasmatische Structur zeigen, über deren besonderen Bau bei den ungemein feinen Verhältnissen sich mit Sicherheit kaum etwas

aussagen lässt. Durch die Weigert'sche Fibrinmethode, die nur die Fasern zur Anschauung bringt, ist dieser zweite Zelltheil, der, wie ich später auseinanderzusetzen habe, eine wesentliche Rolle in dem nekrobiotischen Process spielt, mehr in den Hintergrund gedrängt worden. Der Kürze wegen empfiehlt es sich, die Protoplasmafasern als Fibrillarstructur und den protoplasmatischen Rest als Interfibrillarstructur zu bezeichnen.

II. Von einem Ueberblick über die Geschichte der Protoplasmafaserung glaube ich absehen zu können. Das Verdienst, sie zuerst gesehen und beschrieben zu haben, kommt jedenfalls Ranvier zu, während Kromayer (30) uns eine Methode gelehrt hat, die sie in besonderer Schärfe und Schönheit darzustellen ermöglicht. Ueber die Natur der Fasern sind die Ansichten noch getheilt; während Ranvier sie noch in seiner letzten Arbeit (47) für Differenzirungsproducte des Protoplasmas hält (élaborés par lui), ähnlich den Stärkekörnern der Pflanzenzelle, vertreten wohl jetzt die meisten Autoren, so bes. Flemming (16), Unna (60), Rabl (40), Kromayer (30) und Herxheimer (22) die Ansicht, dass sie echtes Protoplasma im Kupffer'schen Sinne wären. Was den Verlauf der Fasern angeht, so hat gegenüber der Annahme, das die Fasern die ganze Zelle gleichmässig durchsetzen, zuerst Beneke (3) die Behauptung aufgestellt, dass sie cuticulare, membranartige Bildungen seien; die nach ihm scheinbar das Protoplasma darstellenden Fibrillenzüge erklärt er als cuticular, indem er kurzweg den ganzen Zellleib bis zur nächsten Umgebung des Kernes zur Cuticula rechnet. Schütz (54) ist dieser Auffassung insofern beigetreten, als nach ihm die Fasern nur in der Rindenschicht des Protoplasmas, nicht aber im Innern der Zelle vorkommen sollen. Dagegen wendet sich Kromayer (31), indem er hervorhebt, dass bei dicken Schnitten nur die oberflächlichen Lagen gefärbt würden, die tiefern aber farblos bleiben. Herxheimer (22) will an Kromayer's eigenen Präparaten eine Bestätigung der Angaben von Beneke gefunden haben; an diesen soll gleichfalls die nächste Umgebung des Kerns von Fasern frei erscheinen. Zur Beurtheilung dieser Frage ist, wie Kromayer treffend hervorhebt, äusserste Dünne der Schnitte erstes Erforderniss, Schnitte von 10 μ, ja schon von 5 μ sind dazu völlig ungeeignet. Ich habe in Fig. 3 einen Schnitt wiedergegeben, der 2,5 μ dick und nach den Angaben Kromayer's gefärbt ist, in

Fig. 4 einen von der gleichen Dicke mit Heidenhain'schem Eisenhämatoxylin mit nachfolgender Rubinfärbung behandelt.

Bei *a* in Figur 3 ist die Zelle in ihrer Gesammtheit von Fasern durchzogen, die in verschiedenen Richtungen sich kreuzend, Netze untereinander bilden; die Fasern erstrecken sich bis zu der Kernhöhle, in welcher der geschrumpfte und ungefärbte Kern gelegen ist. Dabei fällt auf, dass die Faserung keine gleichmässige ist, insofern als man dickere und dünnere Fasern unterscheiden kann. Die Vertheilung dieser Fibrillen ist jedoch keine willkürliche, sondern stets verlaufen die stärksten an der äussersten Peripherie der Zelle und zwar wiegt bei ihnen eine mehr parallele Anordnung vor. Ist die Zelle, wie bei *b*, in der Richtung des Faserverlaufs getroffen, so erscheinen sie als deutliche Zellconturen; ist sie dagegen senkrecht zur Verlaufsrichtung geschnitten, so ist der Zellrand eingefasst von einer Reihe dicker Punkte, wie sie bei *c* wiedergegeben sind. Es ist selbstverständlich, dass man gelegentlich auch Zellen sieht, in denen solche besonders dicken Fasern mitten durch den Zellleib zu verlaufen scheinen; die Zellen *d* zeigen ein derartiges Verhalten. Jedoch sind dies nichts anderes als Oberflächenbilder, wie man daraus erkennt, dass bei geringem Heben des Tubus nun eine deutliche feine Punktirung erscheint, die Querschnitte der Intercellularbrücken. Niemals konnte ich an Zellen, die genau durch die Mitte getroffen waren, in denen man also eine grosse Kernhöhle mit reichlichem Protoplasma in ihrer Umgebung und besonders an den Polen vor sich hatte, stärkere Fasern erkennen, die am äussersten Pol beginnend in der Mittellinie der Zellen gegen die Kernhöhle zu verlaufen wären, stets lagen solche Fibrillen nur in der äussersten Peripherie. Dass es sich dabei um ungleiche Differenzirung gehandelt hat, ist schon deswegen auszuschliessen, weil ja thatsächlich auch im Zellinnern feinere Fasern ebenfalls deutlich zu erkennen waren. Jedoch ist diese Anordnung nicht so zu verstehen, als ob beide Faserarten scharf von einander getrennt wären, im Gegentheil lässt sich stets ein inniger Zusammenhang und Uebergang zwischen beiden nachweisen. Das Verhalten der Fasern findet man in derselben charakteristischen Weise wieder an Präparaten, die wie Figur 4 mit Eisenhämatoxylin behandelt sind; auch hier verlaufen die stärksten Fibrillen peripher, während sich im Zellinnern nur ein Netzwerk

feinster Fasern zeigt. Ich habe diese Figur bes. auch deswegen wiedergegeben, um den zwischen den Fasern gelegenen Theil des Protoplasmas zur Anschauung zu bringen, der bei der Kromayer'schen Methode sich nur durch einen leichten Ton gegenüber wirklichen Gewebslücken zu erkennen giebt. Was das Verhältniss zwischen Fibrillar- und Interfibrillarstructur angeht, so scheinen beide in Wechselbeziehung zu einander zu stehen. Während nämlich die interfibrilläre Substanz im periphersten Theil, also im Gebiet der starken, mehr parallel und dichter aneinander gelagerten Fibrillen in geringerer Stärke nachweisbar ist, wird sie gegen den Kern zu reichlicher in dem Maasse, als die Fasern an Kaliber abnehmen. Etwas Aehnliches hat jedenfalls Herxheimer (22) gesehen, wenn er angiebt, dass in der Zellperipherie seine Netze, in deren Wänden ja die Fibrillen verlaufen sollten, gröber seien und gegen das Centrum engmaschiger würden, d. h. das Material, aus dem sich die Interfibrillarstructur zusammensetzt, ist spärlicher an der Peripherie, reicher gegen die Mitte der Zellen zu vorhanden.

Neben diesen Fasern haben Ranvier (45), Renaut (51) und Kromayer (30) ausserordentlich lange Fibrillen beschrieben, die sich 2, ja sogar 5 und noch mehr Zellen weit erstrecken und diese getrennt liegenden Zellen untereinander in Verbindung setzen sollen. Ich möchte schon hier erwähnen, dass es mir nicht gelang, mich von dem Vorhandensein solcher fortlaufenden Riesenfasern zu überzeugen; bei der Besprechung der Intercellularstructur werde ich noch darauf zurückzukommen haben.

Auf Grund meiner Präparate glaube ich also über die Fibrillarstructur der Zelle des Strat. Malp. soviel aussagen zu können:

1) Die Zelle wird in ihrer ganzen Ausdehnung von der äussersten Peripherie bis zur Kernhöhle von Fasern durchzogen;
2) die Fasern sind nicht alle von gleichem Kaliber; weitaus die stärksten liegen an der Peripherie und umkreisen in mehr paralleler Anordnung die Zelle, während die feineren im Zellinnern ein dichtes Maschenwerk bilden;

3) zwischen beiden Fasersorten besteht ein Zusammenhang und Uebergang;
4) die im Gebiete des peripheren Theils mehr spärliche Interfibrillarstructur scheint gegen das Centrum der Zelle an Masse zuzunehmen.

Wenn auch Beneke (3) entschieden zu weit geht, indem er den grössten Theil des Zellleibes zur Cuticula schlägt, um so seine Ansicht zu begründen, dass die Fasern nur cuticulare Bildungen wären, so hat er doch insofern Recht, als er die starken Fasern, die er offenbar gesehen hat, für eine stärkere Differenzirung des peripheren Zellprotoplasmas hält. Von einer ausgesprochenen Membran zu sprechen, empfiehlt sich für diese Bildung nicht, da damit doch immer der Gedanke an etwas Abtrennbares verbunden ist, oder doch an eine Structur, die einen mehr homogenen Charakter hat und mit dem Eingehüllten in keinem oder nur in lockerem Zusammenhang steht. Dies trifft aber nach der obigen Zusammenstellung hier nicht zu; es handelt sich vielmehr lediglich um eine stärkere Differenzirung des peripher gelegenen Protoplasmas. Renaut (51), der über eine specifische Methode zur Darstellung der Fasern nicht verfügt, ist trotzdem dieser Unterschied innerhalb des Protoplasmas aufgefallen, er bezeichnet die periphere Zone als fibrillär mit besonderer Differenzirung der Oberfläche, während er in dem übrigen Zellleib keine besondere Structur wahrnahm; der ersteren, der „zone exoplastique“ stellt er die letztere als „zone endoplastique“ gegenüber. Seinem Vorgange schliesst sich Studnička (57) an und schlägt die Beibehaltung der Namen Exoplasma und Endoplasma für derartige Bildungen der Zellen vor, wobei er jedoch unter ersterer Bezeichnung auch noch abtrennbare Oberflächenschichten mit einzieht. Es dürfte sich vielleicht empfehlen, so lange noch deutliche Uebergänge zwischen peripherem und innerem Zellteil bestehen, von Exo- und Endoplasma zu sprechen; ist aber bereits eine Trennung eingetreten und hat die Differenzirung des peripheren Theils so zugenommen, dass er sich auch in seinem physiologischen Verhalten von dem übrigen Zellleib unterscheidet, die Bezeichnung „Zellmembran“ zu wählen. Demgemäss verstehe ich weiterhin unter Exoplasma den in der Zellperi-

pherie gelegenen stärker differenzirten Theil der Zellen des Strat. Malp.

III. Wenn ich nunmehr zu einer Besprechung der Zellmembran übergehe, so erscheint es zweckmässig, die Intercellularstructur gleich mit abzuhandeln, da beide Gebilde vielfach mit einander in Verbindung gebracht worden sind; unter Membran ist hier im Sinne der Autoren eine pelliculaartige Umhüllung der Zelle zu verstehen, die auch auf die Intercellularbrücken übergehen würde. Auch bei dieser Frage glaube ich von einem ausführlichen geschichtlichen Ueberblick absehen zu können. Von allen Seiten wird jetzt anerkannt, dass die Zellen des Str. Malp. durch Zwischenräume von einander getrennt sind, in denen nach den Versuchen von Retzius und Key (52) Lymphe circulirt, welche der der Blutgefässe entbehrenden Epidermis die Ernährungsflüssigkeit zuführt; die Ansicht, dass es sich dabei jedoch um eine etwas anders geartete Flüssigkeit handeln soll, als man gewöhnlich unter Lymphe versteht, ist von Flemming (17) vertreten worden. Die Intercellularräume, auch dies erfreut sich allgemeiner Anerkennung, werden von Fasern durchzogen, die eine Zelle mit der anderen in Verbindung setzen. Ueber den Bau dieser Brücken gehen jedoch die Ansichten auseinander. Während Ranvier (45) glaubt, dass die Brücke aus einer Protoplasmafaser besteht, welche gewissermaassen als Scheide eine Fortsetzung der Interfibrillarsubstanz erhält, stellt Ramon y Cajal (43) nach Befunden an Lippencarcinomzellen die Behauptung auf, dass es sich bei dieser Scheidenbildung um die Fortsetzung einer die ganze Zelle einhüllenden Membran handle. Manille Ide (25) hält dagegen die ganze Faser, an der er Achse und Scheide nicht zu unterscheiden vermag, für die „dépandance“ einer reticulär gebauten Zellmembran, eine Ansicht, die übrigens viele Jahre früher schon von Biesiadecki (4) ausgesprochen wurde. Nach Koelliker (26) lassen die tiefgelegenen Schichten des Strat. Malp. keine Membran erkennen; die Brücken sind also nach ihm hier Verlängerungen des Zellprotoplasmas. Kromayer (29) steht auf dem Standpunkt Ramon y Cajal's, insofern er annimmt, dass die Intercellularbrücken aus Protoplasma als Centrum und einer Fortsetzung des Zellmantels als Umkleidung besteht. Garten (18) begnügt sich mit der Feststellung, dass die Brücken dicker seien als ihre Fortsetzung im Zellinnern

und verweist zur Erklärung dafür auf die Angaben Ranvier's und Ramon y Cajal's. Rabl (40) endlich schliesst sich gleichfalls diesen letzteren an, wonach die Brücke ausser der Faser auch noch aus einem Mantel nicht differenzirten Protoplasmas bestehen soll.

Es würde sich demnach um folgende Fragen handeln:

I. Ist die Zelle des Strat. Malp., zunächst abgesehen von den Intercellularbrücken, von einer Membran umkleidet?

II. Bestehen die Intercellularbrücken nur aus einer einfachen Protoplasmafaser oder empfangen sie noch eine Umhüllung? Wenn letzteres der Fall, ist dieser Mantel

a) eine Fortsetzung der Interfibrillarstructur oder

b) „ „ einer deutlichen Zellmembran?

III. Enthält die Brücke überhaupt keine Protoplasmafaser und ist sie nur der Ausläufer einer Zellmembran?

Bevor ich jedoch auf eine Erörterung dieser Fragen eingehe, muss ich noch jenes eigenthümlichen Gebildes Erwähnung thun, das als mediale Anschwellung der Intercellularbrücke zuerst von Bizzozero (5) gesehen, die verschiedenste Deutung erfahren hat. Nach Ranvier (45) soll es ein elastisches Organ darstellen, das den Fasern der Zelle und so dieser selbst ermögliche, einem auf sie ausgeübten Zug Folge zu leisten; es würde demnach stets bei engen und nie bei weiten Intercellularräumen angetroffen werden. Nach Ramon y Cajal (43) handelt es sich um eine Anhäufung des die Brückenfaser umschliessenden Protoplasmas; bei starkem Zug soll dieser Mantel, der ja an der Insertion der Brücke in die Zellmembran übergehen würde, an dieser Anheftungsstelle abreissen und nach der Brückenmitte zurückfliessen; er kommt zu diesem Schlusse, weil er beobachtet haben will, dass die Anschwellung sich stets an weiten Intercellularräumen findet. Endlich hat Kolossow (27) die Theorie aufgestellt, dass die Knötchen die bei Zug nicht verdünnte Stelle des Protoplasmas wäre, die in der Mitte am widerstandsfähigsten sei, während sie an den Enden sich ausziehe; er schliesst dies daraus, weil er gerade entgegensetzt von Ranvier die Anschwellung stets nur an weiten Intercellularräumen gesehen haben will. Reinke (50) und Rabl (40) halten sie

für Gebilde, deren Bedeutung nur in der genetischen Seite liege; nach ersterem sind sie nichts anderes als die persistirenden Zwischenkörperchen Flemming's (15), nach letzterem wären sie eher mit den Strasburger'schen Dermatosomen identisch. Eine eigenthümliche Membranbildung will noch Rabl (40) beobachtet haben; darnach sollen zwischen den Knötchen Verbindungslinien vorhanden sein, die nach ihm Querschnitte einer Membran wären, der demnach eine intercellulare Lage zukäme, derart, dass zwischen ihr und der zugehörigen Zelle ein von Flüssigkeit durchströmter Raum vorhanden wäre, den die Brücken durchsetzen würden.

I. Dass den Zellen der tiefen Lage des Strat. Malp. eine Membran zukommt, d. h. also eine pelliculaartige Bildung, die nach aussen von dem als Exoplasma bezeichneten Zelltheil ihre Lage hätte, muss ich in Abrede stellen. Die Möglichkeit, sie nachzuweisen, liegt einmal in ihrer färberischen Darstellung, dann aber, wenn wir noch mit Kromayer (29) annehmen, dass es sich dabei schon um eine beginnende Verhornung handelt, in ihrem Verhalten chemischen Reagentien gegenüber. Nun gelingt es aber thatsächlich mit keinem Färbemittel einen Saum um die Zellen der tiefen Lagen des Strat. Malp. zu erhalten. Ueberall bilden hier die starken Fibrillen eine periphere Abgrenzung gegenüber dem Intercellularraum, wie die Fig 1, 3 und 4 erkennen lassen. Diese Fibrillen selbst als Membran aufzufassen, ist nicht angängig, da sie, wie oben nachgewiesen, nur einen stärker differenzirten Theil des Zellprotoplasmas repräsentiren. Niemals lässt sich auch eine ihrem Bau nach der Interfibrillarsubstanz entsprechende Umhüllung der Zellen nachweisen (Fig. 4). Ebensowenig wie die färberische Darstellung ergab die mittels chemischer Reagentien ein positives Resultat. Wie schon Koelliker (26) hervorgehoben hat, lässt weder eine Behandlung mit Essigsäure noch mit Alkalien eine Membran in den tieferen Lagen hervortreten. Demgegenüber glaubt allerdings Kromayer (29) gesehen zu haben, dass bei Verdauungsversuchen die Zellen des Strat. Malp. von einem weniger leicht verdaulichen Mantel umgeben seien. Thatsächlich löst sich bei derartigen Versuchen in den tiefen Theilen des Strat. Malp. bald die ganze Zelle auf, während in den der Hornschicht genäherten Lagen eine periphere Zone längere Zeit dem Verdauungsprocesse Widerstand leistet.

Diese Zone ist aber nichts anderes als das Exoplasma der Zelle, das als stark fibrillär differenzirter Theil gegenüber der Pepsin-Salzsäurelösung eben widerstandsfähiger ist. Die oben unter I gestellte Frage ist also zu verneinen.

II. Interessant ist nun, dass die meisten Autoren eine membranöse Umhüllung der Zelle selbst überhaupt nicht direct gesehen haben, sondern nur eine solche der Intercellularbrücke; das Vorhandensein dieser letzteren wurde jedoch auch nur wieder mehr indirect bewiesen, dadurch nämlich, dass die Intercellularbrücken dicker sein sollen als derjenige Theil ihrer Faser, der sich in den Zellleib fortsetzt. Man schloss aus dieser Beobachtung, dass der Faser nach ihrem Austritt aus der Zelle eine membranöse Umhüllung zukommen müsse, die ihrerseits doch nur wieder eine Fortsetzung einer die Zelle selbst umschliessenden Membran sein konnte. Eine genaue Beobachtung der Intercellularbrücken ergiebt jedoch, dass diese Annahme auf einem Irrthum beruht. Zur Beurtheilung dieser Frage eignen sich bes. die mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitte wie Fig. 4. An der Brücke haben wir nämlich zwei (bezw. 3) Abschnitte zu unterscheiden, einen mittleren, die von Ranvier beschriebene Anschwellung und einen äusseren, doppelt vorhandenen, nämlich den von diesem Knötchen zur Zellperipherie führenden Theil. Der mittlere, das Knötchen, ist aufgetrieben, spindelförmig und läuft gegen die Pole zu aus (Fig. 4 und 5), sodass ein grosser Theil der Brücke auf diesen Abschnitt fällt; der darauffolgende, zwischen dem Ende des Knötchens und der Zellperipherie gelegene Theil ist sehr kurz und äusserst fein. Durch Färbungsmethoden, die die Knötchen und ihr allmähliches Abschwellen nicht scharf differenzirt erscheinen lassen, tritt der Unterschied der verschiedenen Strecken der Brücke im Kaliber nicht deutlich genug hervor, er wird aber ausserordentlich scharf nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin, da die Knötchen sich bes. intensiv schwärzen und den Farbstoff lange festhalten. Die Verwischung des Unterschiedes begünstigen dann wesentlich auch dickere Schnitte, in denen mehrere Intercellularbrücken übereinander in den Schnitt fallen. Beides, Färbeverfahren und Schnittdicke, kann also ein gröberes Kaliber der ganzen Brücke vortäuschen und ihre Feinheit an der Zellgrenze verdecken. Zur Entscheidung der Frage, ob also der Brücke wirklich ein grösserer Dickendurchmesser zukommt als ihrer

Fortsetzung in's Zellinnere, lassen sich demnach nur sehr feine und gut differenzirte Schnitte verwenden. An solchen sieht man ohne weiteres, dass die Brückenenden durchaus dasselbe Kaliber haben, wie ihre Fortsetzung innerhalb der Zelle; ferner kann man constatiren, dass die Brücke sich färberisch genau so verhält, wie die Zellfibrillen, als deren Verlängerung sie erscheint, eine Umhüllung durch Interfibrillarsubstanz lässt sich nicht nachweisen; ausserdem haben sämmtliche Brücken ziemlich gleiches Kaliber. Was das Vorkommen der Knötchen betrifft, so findet man sie sowohl an Stellen mit weiten als auch mit engen Intercellularräumen, sodass die verschiedene Deutung, die ihnen Ranvier, Ramon y Cajal und Kolossow gegeben haben, wohl keine Berechtigung haben. Ich möchte mich in dieser Frage Reinke und Rabl anschliessen, welche die Knötchen als eine aus der Zeit der Zellteilung persistirende Bildung betrachten, eine Annahme, die noch weiter durch ihr Verhalten in den peripheren Schichten der Epidermis, worauf unten zurückzukommen sein wird, eine Bestärkung erfährt. Ob wir in ihnen Zwischenkörperchen oder Dermatosomen zu sehen haben, lässt sich nur durch Untersuchung von Zellen während der Mitose entscheiden.

Eine Verbindungslinie zwischen den Knötchen zu sehen, wie sie Rabl beschrieben, ist mir niemals gelungen; bei dickeren Schnitten können tiefer gelegene und zwischen den oberen durchscheinende Knötchen eine derartige Linie wohl vortäuschen; möglicherweise handelt es sich dabei auch um eine vorübergehende Bildung junger Zellen, da Rabl sie besonders am Epithelcarcinomen gesehen hat. Würde hier eine Membranbildung, wie Rabl glaubt, vorliegen, so müsste man zunächst nachweisen, wie eine solche sich gegenüber der Membran verhält, die doch auch die Brücke selbst umschliessen und sich von da auf die Zellperipherie fortsetzen soll; man käme dann zu der Annahme zweier Membranen für die gleiche Zelle, einer diese unmittelbar umschliessende, die auf die Brücke überginge, und eine intercellulare, die an den Knötchen sich mit ersterer vereinigen würde. Die Nothwendigkeit dieser Annahme spricht nicht besonders für eine Deutung der von Rabl gesehenen Verbindungslinie in seinem Sinne.

Die Thatsache, dass alle Brücken das gleiche Kaliber haben, besonders aber der Umstand, dass jede Faser, die einen Intercellularraum durchzieht, in dessen Mitte ein Knötchen trägt, schliesst das Vorhandensein besonders starker isolirter Fibrillen, die sich über mehrere Zellen erstrecken sollen, mit ziemlicher Sicherheit aus.

Frage II wäre also dahin zu beantworten, dass die Brücke nur aus einer Protoplasmafaser mit einer medialen spindelförmigen Anschwellung besteht; sie empfängt keine weitere Umhüllung weder von der Interfibrillarsubstanz noch von einer Zellmembran.

III. Was nun noch zuletzt die Ansicht Manille Ides betrifft, dass die Brücken nur eine Verlängerung einer reticulären Zellmembran vorstellen sollen, so ist diese Aufstellung, wie aus dem Vorhergehenden folgt, unhaltbar, ganz abgesehen davon, dass sich niemals an den Zellen des Strat. Malp., was bereits Koelliker und Rabl betont haben und auch ich bestätigen kann, ein netzförmiger Bau der Oberfläche nachweisen lässt. Damit ist auch Punkt III der Frage erledigt.

Fassen wir nun kurz die Resultate über den Bau der Zellen des Strat. Malp. zusammen, so lässt sich darüber folgendes sagen:

1. die Zellen bestehen aus einer Fibrillarsubstanz, die an der Peripherie ihre höchste Differenzirung erfährt, dem Exoplasma, und einer interfibrillären Masse, die ihre grösste Anhäufung mehr um den Zellkern hat, dem Endoplasma;
2. die Intercellularbrücken sind Fortsetzungen der Fibrillen des Zellinnern; die spindelförmige Anschwellung in ihrer Mitte findet sich stets und hat wohl nur genetische Bedeutung;
3. isolirte Fibrillen, die entfernter gelegene Zellen unter einander in Verbindung setzen sollen, lassen sich nicht nachweisen;
4. eine membranöse Umkleidung der Zellen und der Brückenfasern ist nicht vorhanden;
5. die Zellen der Basalschicht unterschei-

den sich von denen der höheren Lagen nur durch ihren cylindrischen Bau und ihre basale Auffaserung; ihre Spiralfasern entsprechen den Fibrillen des Exoplasmas der letztern.

Stratum granulosum.

Die Zellen des Strat. granul. unterscheiden sich von denen des Strat. Malp. wesentlich in ihrer Form dadurch, dass diese ihren mehr isodiametrischen Charakter aufgeben und stark in die Länge gezogene Gebilde mit verkürztem Dickendurchmesser aus ihnen entstehen. Diese Gestaltveränderung ist eine allmähliche; die am stärksten abgeplatteten Zellen finden sich an der Grenze des Strat. corneum. Die Ursache des Formwechsels liegt bekanntlich in dem starken Oberflächendruck und dem durch die Hautspannung bedingten Zug, der sich um so bemerkbarer macht, je mehr die Zelle sich der Oberfläche nähert.

Das Strat. granul. ist aber besonders dadurch charakterisirt, dass in seinen Zellen eigenthümliche Körnchen auftreten, die Aufhammer (1) und Langerhans (32) zuerst gesehen und von Waldeyer (65) ihres Verhaltens chemischen Reagentien gegenüber als Keratohyalin bezeichnet wurden. In Betreff der Höhe, in der diese Granula zuerst auftreten, lässt sich keine bestimmte Angabe machen; in dem intrapapillären Theil finden sich Zellen, in denen es schon in ziemlich tiefer Lage nachweisbar ist; im allgemeinen machen jedoch die Keratohyalin führenden Zellen an der Haut von Vola manus und Planta pedis 4—5 Reihen aus, sodass die Angabe Unna's (59), der nur 1—2 Lagen als normal bezeichnet, nur für die völlig vollgepropften Zellen zutrifft.

Während die körnige Natur des Keratohyalins kaum mehr von jemand geleugnet wird, ist die Frage nach seiner Herkunft noch eine strittige; die darüber aufgestellten Theorien lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1. das Keratohyalin stammt aus dem Zellkern und zwar ist es:
   a) ein Zerfallsprodukt des ganzen Kerns (ohne nähere Angabe der Substanz) — Mertsching (36), Posner (39), Selhorst (55);

b) des Chromatins — d'Urso (64), Ernst (13), Tettenhammer (58);
c) ein Umwandlungsprodukt eines nicht näher bekannten Kernbestandtheils — Rabl (40).

2. Das Keratohyalin ist ein Zerfallsprodukt der Protoplasmafasern — Kromayer (29, 30).
3. Bei der Bildung des Keratohyalins ist neben dem Kern auch das Zellprotoplasma betheiligt — Rosenstadt (53).

Die unter 1 a u. b angeführten Autoren stützen sich im wesentlichen bei ihrer Annahme darauf, dass sie beobachtet haben wollen, dass das Auftreten des Keratohyalins mit dem Schwunde des Kerns gleichen Schritt halte.

Es hat bereits Rabl auf die Uncorrectheit dieser Beobachtung hingewiesen; thatsächlich haben beide Vorgänge zeitlich absolut nichts miteinander zu thun. Man findet Zellen, die vollgepropft sind mit Keratohyalin, dabei aber an dem Kern kaum eine Spur von Zerfallserscheinungen erkennen lassen; noch gut erhaltene Kerne in der untersten Lage des Strat. lucidum sind sogar ziemlich häufig. Namentlich war es aber auch die gleiche Färbbarkeit der chromatischen Substanz und des Keratohyalins, die die Annahme eines Zusammenhangs beider begünstigte. Es ist selbstverständlich, dass das gleiche Verhalten Farbstoffen gegenüber nie in diesem Sinne gedeutet werden kann. Dasselbe Argument hat ja gerade im vorliegenden Falle Kromayer als Beweis für die Bildung des Keratohyalins aus den Protoplasmafasern angeführt, ganz abgesehen davon, dass es gelingt, durch geeignete Behandlung das Keratohyalin zu lösen und nun färberisch nicht mehr zur Darstellung zu bringen, während das Chromatin ungelöst bleibt und seine Affinität zum Farbstoff behält. Als weiteren Beweispunkt für eine Entstehung aus dem Kern hat Mertsching die Thatsache herangezogen, dass das Keratohyalin nie im Intercellularraum auftrete, und andere Autoren sind ihm darin gefolgt. Dass es niemals zwischen zwei Zellen weder in den Intercellularlücken noch in den Brücken auftritt, steht fest; aber im Mertsching'schen Sinne lässt sich dies kaum verwenden. Man kann höchstens daraus schliessen, dass bei der Bildung jedenfalls die Brücke unbetheiligt ist; niemals aber kann die obige Thatsache als ein Beweis für die Entstehung aus dem Kern gelten, eher spricht

sie sogar dagegen; denn gelangt das Keratohyalin durch Auswandern aus dem Kern in das Zellprotoplasma, so ist nicht einzusehen, warum es nicht ebenso gut auch in die Brücken vorrücken soll. Warum dieser Theil frei bleibt, werde ich unten auseinanderzusetzen haben.

Ernst und Mertsching haben ferner das erste Auftreten des Keratohyalins in der Umgebung des Kerns als Beweis für ihre Theorie herangezogen und dieser Punkt ist es auch, den Rabl acceptirt, und den er, wie er sagt, zum „Ausgangspunkt fernerer Erwägungen“ nimmt. Da er jedoch sich überzeugen konnte, dass die färbbaren Kernbestandtheile in keinerlei Beziehung zu dem Keratohyalin stehen, kam er hauptsächlich durch Untersuchungen der Haut des Hühnerembryos und des Präputiums zu dem Resultat, dass es ein nicht färbbarer Kernbestandtheil sein müsse, der sich „bald schon im Kerninnern, bald erst nach seinem Austritt in das Zellprotoplasma“ zu Keratohyalin umwandle. Mit dieser Theorie kann aber Rabl ebensowenig die Thatsache erklären, dass, wie er ja selbst auch ausdrücklich gegen Ernst und Mertsching betont, sich zahlreiche Zellen vollgepropft von Keratohyalinkörnchen finden ohne jede nachweisbare Veränderung des Kerns; denn auch der Austritt eines „unfärbbaren, noch nicht näher bekannten Kernbestandtheils“ müsste doch eine wesentliche Verringerung des Kernvolumens bedingen. Auch bleibt mit der Rabl'schen Annahme unerklärt, woher der doch absterbende Kern das Material nimmt, um die im Verhältniss zu seinen Volumen riesig grosse Keratohyalinmasse bilden zu können. Ernst hat gegen diesen äusserst gewichtigen Einwand geltend gemacht, dass auch degenerirende Kerne Stoffe aus der Umgebung aufnehmen und sie umgebildet wieder ausscheiden könnten; Rabl hat jedoch selbst diese nicht bewiesene Annahme als zu complicirt mit Recht verworfen. Aber auch aus dem Grunde vermag ich Rabl's Theorie nicht beizutreten, weil ich ihre Voraussetzung nicht durchweg bestätigt finde, dass nämlich die ersten Keratohyalin-Körnchen stets nur in der nächsten Umgebung des Kerns anzutreffen seien. Das Auftreten des Keratohyalins findet bekanntlich in der Weise statt, dass sich zuerst feine Körnchen vereinzelt in dem Zellprotoplasma zeigen. Es gelingt mit Anwendung der Eisenhämatoxylinfärbung bei entsprechender Differenzirung diese kleinen Gra

nula ausserordentlich scharf zur Darstellung zu bringen; dabei beobachtet man, dass die Körnchen keineswegs stets zuerst am Rande der Kernhöhle sich zeigen, sondern auch sehr oft mitten im Zellprotoplasma gegen die Pole hin (Fig. 6). Würde thatsächlich eine Auswanderung aus dem Kern stattfinden, so müsste es doch gelingen, gelegentlich auch die Granula auf diesem Wege zur Darstellung zu bringen. Keiner der Autoren hat dies aber beim Menschen mit Sicherheit beobachten können und auch mir selbst ist es nie geglückt, Keratohyalin im Kern oder auf der Grenze zwischen diesem und dem Zellprotoplasma nachzuweisen; ein derartiges Verhalten müsste doch, wenn die Theorie richtig wäre, recht häufig anzutreffen sein; denn es müssten stets bis zur völligen Vollpropfung der Zelle Körnchen aus dem Kerne auswandern. Wie anders sollte man sich denn sonst das Wachsthum der Körner erklären? Die kleinen Granula werden gegen das Strat. lucid. zu groben Schollen, der Stoffzuwachs müsste also stets vom Kerne nachgeschoben werden. Dies kommt aber im mikroskopischen Bilde nicht zum Ausdruck, die Vergrösserung geschieht nicht in etwa concentrischen Zonen um den Kern herum, sondern grössere und kleinere Granula sind völlig planlos in der Zelle zerstreut.

Nach all dem erklärt also die Annahme, dass das Keratohyalin ein Zerfallsproduct irgend eines Kernbestandstheils sei, niemals folgende Thatsachen:

1. die Erfüllung der ganzen Zelle mit Keratohyalin bei intactem Kern;
2. die Grössenzunahme der einzelnen Granula;
3. das bedeutende Ueberwiegen des Keratohyalins an Masse über die Kernsubstanz;
4. das Freibleiben der Intercellularbrücken und der äussersten Zellperipherie; diese letztere Thatsache wurde gleichfalls von den meisten Autoren beobachtet.

Alle diese Momente machen es nothwendig, dem Kern als die Bildungsstätte des Keratohyalins aufzugeben und diese in dem Zellprotoplasma selbst zu suchen. Thatsächlich ist auch Rosenstadt schon dahin ge-

kommen, in letzterem einen wesentlichen Factor der Keratohyalinbildung zu sehen, wenn er auch auf Grund von Untersuchungen am Epitrichium des Hühnchens eine Mitbetheiligung des Kerns für wahrscheinlich hält, letzteres deswegen, weil er innerhalb des Kerns Keratohyalinschollen angetroffen hat; jedenfalls ist aber ein derartiges Verhalten beim Menschen noch nie mit Sicherheit beobachtet worden, somit besteht auch kein zwingender Grund hier noch den Kern als die Bildungsstätte mit anzunehmen.

Kromayer ist der Ansicht, dass das Keratohyalin ein Zerfallsproduct seiner Protoplasmafasern sei; er kam zu dieser Annahme, weil mit seinem Färbeverfahren sich das Keratohyalin ebenso deutlich färbte als die Fibrillen innerhalb der Zellen, vor allem aber deswegen, weil er beobachtet haben wollte, dass Fasern innerhalb der Zellen des Strat. granul. gar nicht oder nur sehr spärlich vorhanden waren. Dagegen haben sich Unna (60), Ernst (14) und Rabl (41) gewandt, indem sie nachweisen konnten, dass die Protoplasmafasern innerhalb des Strat. granul. nicht zu Grunde gehen, sondern neben dem Keratohyalin deutlich erhalten bleiben; späterhin hat sich auch Kromayer (31) selbst von der Richtigkeit dieser Beobachtung überzeugen können und das Vorhandensein der Fasern nur noch für die Haut von Vola manus und Planta pedis in Abrede gestellt. Rabl ist es jedoch gelungen, sie auch hier mit Sicherheit nachzuweisen; ich selbst kann die Angaben Unnas und Rabl's vollauf bestätigen. Wenn man mit den gewöhnlichen Fixirungsmitteln, Alkohol oder Formol, härtet und dann nach Kromayer färbt, so nimmt das Strat. gran. einen gleichmässigen dunkelblauen Ton an, in dem Fasern und Granula nicht zu unterscheiden sind; differenzirt man länger, so geben die Fasern bald ihre Farbe ab, während sie die Keratohyalinschollen noch festhalten; man sieht dann nur Körner und keine Fasern; bei dünnen Schnitten und im geeigneten Moment abgebrochener Differenzirung gelingt es hie und da Bilder zu erhalten, wie sie Rabl abgebildet hat. Völlig überzeugend sind aber auch diese nicht; man müsste das Keratohyalin in Lösung bringen oder doch so verändern, dass es die Affinität zum Farbstoff verlirt und dann nach Kromayer färben; zeigen sich dann noch Fasern innerhalb der Zellen des Strat. gran., dann kann das Keratohyalin unmöglich ihr Zerfallsproduct sein. Ein derartiges

Mittel ist die Zenker'sche Flüssigkeit. Welcher Bestandtheil es ist, der die Lösung des Keratohyalins bewirkt, vermag ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben; wahrscheinlich ist es jedoch der Eisessig, für den Waldeyer (65) nachgewiesen hat, dass nach längerem Einwirken die Körner abblassen und einer stärkeren Quellung unterliegen. Jedenfalls lässt sich an Hautstückchen, die 24 Stunden in Zenker'scher Flüssigkeit fixirt waren, kein Keratohyalin mehr weder mit dem Kromayer'schen noch mit dem Heidenhain'schen Färbeverfahren oder nur noch kleinere Bröckel, wie in Fig. 7, nachweisen. Statt dessen sieht man nun in den Zellen ein wirres Netz von Fasern, die ihrer Lage und Anordnung nach genau den Fasern innerhalb der Zellen des Strat. Malp. entsprechen. In Fig. 8 sind zwei solcher Zellen abgebildet; sie lagen unmittelbar dem Strat. lucid. an, entstammen also der obersten Zellreihe des Strat. granul. und erscheinen durch die Fixirung gequollen; der Kern ist in beiden noch gut erhalten. Auch in Fig. 7 lässt sich in den Zellen aus der gleichen Lage derselbe faserige Bau nachweisen wie in denen des Strat. Malp., die Fig. 5 aus demselben Schnitt wiedergibt. Damit ist also bewiesen, dass die Protoplasmafasern innerhalb des Strat. gran. persistiren, das Keratohyalin demnach auch nicht ihr Zerfallsproduct sein kann.

So kommt man schon per exclusionem auf den einzig noch übrig bleibenden Zellbestandtheil, die Interfibrillarmasse. Wenn das Keratohyalin wirklich ein Umwandlungsproduct dieses Zelltheils ist, so muss nachgewiesen werden einmal, dass ihrer Lage nach sich beide Substanzen entsprechen, und zweitens dass in dem Maasse als das Keratohyalin zunimmt, die interfibrilläre Substanz verschwindet. Der erste Beweis ist unschwer zu erbringen. In den Zellen des Strat. Malp. ist die fibrilläre und interfibrilläre Substanz so vertheilt, dass erstere eine verdichtete periphere Zone, das Exoplasma, bildet und ausschliesslich auch die Intercellularbrücke aufbaut, während die letztere den übrigen Theil des Zellleibs einnimmt, soweit er nicht von der ja auch hier vorhandenen Faserung in Anspruch genommen wird. Dem entspricht das Verhalten des Keratohyalins, das nie in den Intercellularbrücken auftritt und ebenso die Zellperipherie freilässt; die allerdings auch im Exoplasma noch etwas vorhandene Interfibrillarsubstanz kann sich hier nicht zu Keratohyalin umbilden,

weil sich hier anders geartete Vorgänge abspielen, auf die weiter unten zurückzukommen sein wird. Die zweite Frage bereitet etwas mehr Schwierigkeiten, weil eben dort, wo die Keratohyalin-Schollen liegen, das darunter befindliche Gewebe nicht zu erkennen ist. Bei Lösung der Granula sieht man dagegen mit der Kromayer'schen Färbung (Fig. 8), dass der schon oben charakterisirte Ton, der das Vorhandensein eines weiteren Zellbestandtheils andeutet, fehlt; bei Behandlung mit anderen Farbstoffen, besonders mit Rubin, kann man jedoch constatiren, dass stellenweise Lücken in den Zellen vorhanden sind, oder die Interfibrillarsubstanz einen mehr körnigen Charakter angenommen hat. Differenzirt man Schnitte, die mit Eisenhämatoxylin behandelt waren, soweit, dass nur die Keratohyalingranula gefärbt bleiben, die Fasern aber alle ihren Farbstoff abgeben, so tritt bei Nachbehandlung mit Rubin die interfibrilläre Zellstruktur deutlicher hervor. In Fig. 9 ist eine derartige Zelle wiedergegeben. Man erkennt hier, dass vorwiegend in der nächsten Umgebung grösserer Granula die Interfibrillarsubstanz völlig fehlt, während sie sich an anderen Stellen zwischen den Körnern noch gut erhalten hat. Darnach ist der Schluss berechtigt, dass die Interfibrillarmasse, die ja doch gleichfalls bei dem sich in den peripheren Zellen abspielenden nekrobiotischen Prozess betheiligt ist, körnig zerfällt. Dieser Zerfall findet in der Weise statt, dass erst kleine Bezirke innerhalb des ganzen Zellleibes, vielleicht etwas mehr in der Umgebung des Kerns, da hier ja die stärkste Ansammlung der Interfibrillarsubstanz vorhanden ist, der Degeneration unterliegen; indem sich in der Nachbarschaft der gleiche Prozess abspielt, verschmelzen die gebildeten Körner untereinander; dadurch wachsen die Granula, bis schliesslich die ganze Grundsubstanz zerfallen ist. Dass die Schollen, auch wenn die ganze Zelle damit vollgepfropft ist, noch von einander getrennt bleiben und nicht eine compacte Masse bilden, hat seinen Grund darin, dass die Fibrillarsubstanz erhalten bleibt und so eine Art Hinderniss für die Vereinigung des in ihren Maschen gelegenen Keratohyalins bildet. Aus all diesen Gründen erscheint es sicher, dass das Keratohyalin wirklich das Zerfallsprodukt der Interfibrillarsubstanz vorstellt. So nur erklären sich auch ungezwungen alle Erscheinungen seines Auf-

tretens, das Erfülltsein der Zelle bei intaktem Kern, die Volumenzunahme der Körner unabhängig von diesem letztern, die grosse Masse des Keratohyalins und endlich das Freibleiben der Brücken und der Zellperipherie.

Gegen diese Herleitung hat Herxheimer (22), ohne dass sie schon von irgend einer Seite aufgestellt worden wäre, Einwände erhoben, die aber nichts weniger als stichhaltig sind. Er fand, dass die Keratohyalinkörner unregelmässig in einem Netzwerk gelagert seien, und konnte stellenweise erkennen, dass in körnerfreien Zelltheilen auch kein Netzwerk vorhanden war — unter Netzwerk versteht er die Interfibrillarsubstanz —; trotzdem glaubt er nicht, dass die Körner aus dem Netzwerk entstünden und zwar weil beide gleichzeitig nebeneinander vorkommen. Das ist jedoch aus dem Grunde kein Gegenbeweis, weil ja das Keratohyalin allmählich sich bildet, das Netzwerk also in gleichem Maasse zerfallen muss; wo letzteres noch besteht, da ist eben noch kein Keratohyalin gebildet. Ebensowenig beweisend ist Herxheimer's zweites Argument. Er sagt: „Wir können uns beim krankhaften Zerfall des Netzwerks davon überzeugen, dass dessen Produkt durchaus unregelmässig gestaltete Theilchen sind; die Keratohyalinkörner sind zwar auch nicht regelmässig geformt, bilden aber doch nicht so zahlreiche Varietäten der Form.“ Ausserdem sollen beim krankhaften Zerfall die körnigen Produkte kleiner und an Zahl grösser sein als die Keratohyalingranula. Es ist nicht einzusehen, warum deswegen, weil bei pathologischen Zuständen das Zerfallsprodukt weniger polymorph, zahlreicher und feinkörniger ist, der normale Vorgang ebenso geartet sein muss. Wegen der Verschiedenheit ist ja vielleicht gerade jenes von Herxheimer skizzirte Produkt ein pathologisches! Ich möchte sogar die Beobachtung, dass auch bei krankhaften Prozessen die Interfibrillarmasse die Neigung zum körnigen Zerfall hat, wie beim normalen Vorgang, eher als einen Beweis für meine Annahme in Anspruch nehmen; auch dass im normalen Falle die Körner grösser und wenig zahlreich sind, im pathologischen dagegen feinkörniger und an Zahl bedeutender, spricht dafür, dass die Substanz, aus der sie beidemale entstehen, an Masse gleich ist. Dass übrigens das Netzwerk, d. h. die Interfibril-

larsubstanz, gegen die Hornschicht zu schwindet, gibt Herxheimer selbst zu. So sind seine sämmtlichen Einwände wenig beweiskräftig; eher können sie sogar noch als Beweis für die Entstehung des Keratohyalins aus der Interfibrillarmasse mit angesehen werden.

Während diese Veränderungen an dem interfibrillären Theil des Protoplasmas vor sich gehen, bleibt der im Zellraum gelegene Theil der Fibrillarmasse erhalten, indem er ein vielleicht etwas mehr lockeres Netzwerk bildet (Fig. 8). Dagegen vollziehen sich im Exoplasma die bereits angedeuteten Umwandlungen. Die oberflächlichen starken Fibrillen beginnen sich fest aneinanderzulegen und zeigen die Neigung mit einander zu verschmelzen. Fig. 8 lässt diesen Vorgang deutlich erkennen; ebenso ist er in Figur 7 zu beobachten. Letzteres Präparat stammt von der Katzenpfote; hier imponirt die verdichtete periphere Zone schon als ein deutlich rothgefärbter Saum; d. h. die das Exoplasma charakterisirenden Fibrillen der Zellen des Strat. Malp. verschmelzen innerhalb des Strat. granul. zu einer Zellmembran. Dieser Vorgang erklärt nun auch die Thatsache, warum das Keratohyalin diese Zone freilässt, weil eben der Verschmelzungsprozess die zwischen den Fibrillen gelegene, äusserst spärliche Fibrillarsubstanz mit einzieht. Der Nachweis einer Membran an den Zellen des Str. gran. ist bereits von Behn (2) und Kromayer (29) geliefert worden; letzterer Autor konnte sie durch Behandlung mit Säuren darstellen; nur verhalten sie sich Verdauungsflüssigkeiten gegenüber weniger widerstandsfähig, wie die fertigen Hornzellen. Mit der Bildung einer Membran unterliegt auch die Intercellularstructur eigenthümlichen Veränderungen. Hier ist in erster Linie die Verengerung der Intercellularräume auffallend, die bereits von Koelliker (26) constatirt wurde. Ein Vergleich der beiden Fig. 5 und 7, die demselben Schnitte entstammen und bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind, ergiebt dies ohne weiteres. In Fig. 8 sind die Intercellularräume überhaupt nicht mehr nachweisbar; in Wirklichkeit ist die Verengerung jedoch keine so bedeutende, wenigstens kommt sie an Präparaten, die in Alkohol gehärtet waren, nicht in so starkem Maasse zum Ausdruck; hier ist allerdings auch die Membran nur schwach angedeutet, wohl deswegen, weil zu ihrer Darstellung eine vorausgehende Quellung

nöthig ist. Diese tritt ein bei Fixirung mit Zenker'scher Flüssigkeit — von solchen Präparaten stammen Fig. 7 u. 8 —; der in ihr enthaltene Eisessig verursacht eine Quellung, so dass sich die hier von einer Membran umschlossene Zelle auf Kosten des Intercellularraumes vergrössert. Immerhin kann man auch an Alkoholpräparaten beobachten, dass der Raum deutlich verengert ist. Der Grund hierfür ist wohl ausschliesslich darin zu suchen, dass die nach der Oberfläche zurückenden Zellen einem vermehrten Druck und Zug ausgesetzt sind, wodurch einmal die Zellen, dann aber auch der zwischen ihnen gelegene Raum in der Richtung von aussen nach innen zusammengepresst werden. Rabl (40) glaubt auf Grund von Schnitten, die in Alkohol oder Müller'scher Flüssigkeit gehärtet, aber 10—15 μ dick waren, annehmen zu müssen, dass der Intercellularraum von einer Kittsubstanz ausgefüllt sei, da er sich mit Eosin roth färbte. Abgesehen davon, dass Schnitte von solcher Dicke bei so feinen Verhältnissen wenig sichere Bilder geben, ist mir diese Annahme auch an sich nicht recht erklärlich. Die Kittsubstanz müsste doch eine mehr oder weniger feste Konsistenz haben, da sie sich färberisch darstellen lässt, jedenfalls aber gegenüber dem Inhalt der Intercellularräume des Strat. Malp. verändert sei, da dieser keine Farbe anzunehmen pflegt. Auch bleibt räthselhaft, was weiterhin aus ihr werden sollte, da die Annahme Rabl's, dass auch zwischen den Zellen der Hornschicht eine Kittsubstanz sich finde, wie unten nachgewiesen wird, unhaltbar ist. Ich verstehe hier überall nach dem Vorschlage Flemming's (17) unter Kittsubstanz eine den Intercellularraum ausfüllende Masse von festerer Konsistenz. Wodurch sich Rabl täuschen lassen konnte, wird klar, wenn man erwägt, dass im Strat. gran. an der Zellperipherie eine färberisch nachweisbare Membran entsteht, dass ferner die Intercellularbrücken mit ihren Knötchen persistiren und dabei der ganze Zwischenraum noch eine Verengerung erfährt; an dickeren Schnitten kann dann allerdings der Intercellularraum ausgefüllt erscheinen. Was nun die Intercellularbrücken angeht, so ist, wie eben erwähnt, zunächst festzustellen, dass sie auch innerhalb des Strat. gran. fortbestehen. Während jedoch das Knötchen deutlich bis zum Strat. corneum als Haupttheil sich nachweisen lässt, wird die Faser allmählich unsichtbar. Bei Präparaten, die in Zenker'scher Flüssigkeit fixirt

waren (Fig. 7), ist sie überhaupt nicht mehr zu erkennen; hier scheint die Brücke nur noch von dem Knötchen gebildet zu sein, die direkt der Membran aufsitzen; ich glaube jedoch, dass dies z. Th. auf Rechnung der Quellung zu setzen ist, da man an Alkoholpräparaten, wenigstens in den unteren Lagen des Strat. gran., die Faser noch durch die Membran durchtreten sehen kann. Jedoch erscheinen sie in ihrem extracellulären Theil bedeutend verkürzt, entsprechend der Verengerung des Intercellularraums überhaupt. In der unmittelbar dem Strat. corn. anliegenden Schicht sind nur noch die Knötchen erhalten, die beiderseits einen äusserst kurzen und feinen Stiel zu haben scheinen.

Fassen wir nun die gefundenen Resultate über den Bau der Zellen des Strat. gran. zusammen, so können wir folgende Sätze aufstellen:

1) Der Uebergang aus dem Strat. Malp. in das Strat. gran. ist ein allmählicher; dabei werden die Zellen in ihrem Dickendurchmesser verkürzt und nehmen im Längsdurchmesser zu;
2) das in den Zellen auftretende Keratohyalin ist ein Zerfallsproduct der Interfibrillarsubstanz der Zelle;
3) die Protoplasmafasern persistiren und bilden im Zellinnern ein Maschenwerk; das Exoplasma wandelt sich in eine Zellmembran um;
4) der Kern geht unabhängig von den Veränderungen des Zellleibs bald früher, bald später zu Grunde;
5) die Intercellularräume werden verengert; während die Brückenfasern sich verkürzen, bleibt das Knötchen unverändert bestehen; eine Kittsubstanz ist nicht vorhanden.

Bevor ich nun zur Besprechung des Baues der Hornschicht übergehe, muss ich kurz auf die Unterschiede aufmerksam machen, welche zwischen den Epidermiszellen der Vola manus und Planta pedis gegenüber denen der übrigen Haut bestehen; es ist das Verdienst Zander's (66), diese zuerst be-

tont zu haben. Alles, was ich oben über den Bau von Strat. Malp. und granul. gesagt habe, bezieht sich auf Untersuchungen von Haut der Vola manus und Planta pedis. Für diese beiden Schichten der Epidermis ist, wie Controlschnitte von den übrigen Hautstellen lehren, der Unterschied jedoch ein geringer, vorwiegend dadurch bedingt, dass an letzteren die Zellen durch das Fehlen der Papillen weniger zahlreich und auch kleiner sind. Daher kommt es, dass die Zellen des Strat. Malp. bei Behandlung nach Kromayer fast überhaupt nur einen Fibrillenmantel erkennen lassen, in denen der Kern mit nur wenig Interfibrillarsubstanz gelegen ist. Die Intercellularstructur ist die gleiche, wie an der Haut der Handfläche. Da durch die geringe Zellenzahl der Oberflächenzug stärker auf die einzelnen Zellen einwirkt, erscheinen diese schon in tieferen Lagen stärker abgeplattet und imponiren schliesslich gegen das Strat. corn. hin nur noch als schmale Plättchen. An den an diese Schicht anstossenden Zellen war es mir unmöglich, noch einen Intercellularraum, noch weniger eine Structur zu erkennen, sondern hier scheinen die Zellen unmittelbar aneinander zu stossen. Gering entwickelt ist, wie bekannt, das Strat. gran. Während ich in der Brusthaut noch eine einfache continuirliche Lage nachweisen konnte, fanden sich an der Rückenhaut nur einzelne keratohyalinhaltige Zellen, etwas mehr an der Schenkelhaut. Diese Zellen erscheinen, wie sie bereits Zander geschildert hat, gegen den Rand zu als äusserst dünne Plättchen, während sie in der Mitte eine kugelige Auftreibung zeigen, in welcher der mehr oder weniger stark zerfallene Kern seine Lage hat. Wo Keratohyalin sich findet, ist es nur in kleinen und wenig zahlreichen Körnern vorhanden; doch scheint wohl jede Zelle Keratohyalin zu bilden. Dass man Zellen trifft, wo dieses fehlt, hat darin seinen Grund, dass der Process nicht an allen Stellen zu gleicher Zeit stattfindet, wofür bes. auch Beobachtungen an Vola manus und Planta pedis sprechen, auf die ich später noch zurückzukommen haben werde. Somit sind die Unterschiede nicht qualitativer Natur, sondern beruhen im wesentlichen nur auf der stärkeren Abplattung und der damit verbundenen geringeren Entwickelung der einzelnen Zellstructuren.

Stratum corneum.

Seitdem Unna (59, 63) mit Bestimmtheit nachgewiesen hat, dass sich bei Verdauungsversuchen die ganze Hornschicht vom Strat. gran. bis zur Oberfläche gleich gebaut erweist, ist das als besondere Schicht beschriebene Strat. lucidum von den meisten Autoren nur als der basalste Theil des Strat. corn. aufgefasst worden, als den auch ich es betrachte. Was die Zellen der Hornschicht angeht, so werden sie als stark abgeplattete, trockene und verhornte Schüppchen beschrieben, welche die Eigenschaft haben, in Säuren und Alkalien zu quellen und von Verdauungsflüssigkeit nicht angegriffen zu werden. Letztere Eigenthümlichkeit verdanken sie einer Substanz, die als Keratin bezeichnet wird und sich als Umwandlungsprodukt eines Eiweisskörpers darstellt. Gegen die Annahme eines einheitlichen Baues der Hornzellen aller Hautstellen hat Zander (66) den Satz aufgestellt, dass man zwischen zwei Typen zu unterscheiden habe; der Typus *A* solle sich nur an Vola manus und Planta pedis finden und die Zellen dadurch charakterisirt sein, dass sie bläschenförmige Gebilde wären mit gut erhaltener Kernhöhle bei fehlendem Kern; der Typus *B*, der an den übrigen Hautstellen vorkommen soll, sei dadurch ausgezeichnet, dass die nach ihm gebaute Hornschicht aus total verhornten Zellen ohne nachweisbaren Inhalt bestünde, die sich zu Lamellen aneinanderschliessen würden; der Typus *A* sollte jedoch an den bezeichneten Stellen nicht rein vorkommen, sondern mit Typus *B* vermischt. Gegen diese Darstellung hat Koelliker (26) den Einwand erhoben, dass auch die Hornschicht des Typus *B* bei der Maceration in einzelne Zellen auseinanderfalle und diesen Zellen, ebenso wie denen des Typus *A*, die Eigenschaft zukomme, bei Behandlung mit Säuren und Alkalien zu Blasen aufzuquellen. Auch Unna (65) schloss sich Koelliker's Entgegnung an, da er nachweisen konnte, dass der Verdauung gegenüber sich alle Hornzellen gleich verhalten.

Was den Sitz der Hornsubstanz angeht, so scheint in den Kreisen der Dermatologen die Auffassung Unna's sich allgemeiner Anerkennung zu erfreuen, dass das Keratin sich nicht im Zellinnern findet, sondern nur in Form einer Membran, welche die Zelle umschliesst. Demgegenüber finde ich in den anatomischen Lehrbüchern vielfach die Angaben, dass auch im Zellleib selbst Hornsubstanz vorkomme und dass der Grad der Verhornung

verschieden sei, derart, dass er von der Basis nach der Peripherie fortschreite. Nach Stöhr (56) enthält die Hornzelle an Stellen mit dicker Epidermis ein feines Hornmaschenwerk, zu dem eine Zellmembran hinzukomme; Gegenbaur (19) bezeichnet den ganzen Körper der Zelle als aus Hornstoff bestehend, die Verhornung soll innerhalb des Strat. corn. von der Basis zur Peripherie allmählich zunehmen; von Brunn (7) bezeichnet die Elemente des Strat. lucid. durchweg als verhornt, während die Zellen der darüber befindlichen Lagen nur einen verhornten Mantel besitzen und im Innern von zahlreichen, feinen Hornfibrillen durchzogen sein sollen, die ein feines Maschenwerk darstellten; nur hie und da enthalte die Hornschicht einzelne Lagen vollkommen verhornter, platter Elemente. Diese Aufstellung rührt von Zander (66) her, der das Keratohyalin, bezw. das Eleidin direkt als Keratin ansah; auch Ernst (14) will übrigens mit Hilfe der Gram'schen Methode in den Hornzellen Körner zur Darstellung gebracht haben, die Hornsubstanz sein sollen. Nach Böhm und Davidoff (6) sind die Zellen namentlich an der Peripherie verhornt, die oberflächlichsten am meisten; nach Rauber (48) enthält jede Zelle ein feines Keratinmaschenwerk und eine starke Keratinhülle.

In Bezug auf den Bau der Hornzellen hat man zwischen Oberfläche und Zellinnern zu unterscheiden. Nach Koelliker (26) zeigt die erstere eine feine und dichte Punktirung und gröbere Falten und Leisten neben grösseren Feldern und Kanten; im Innern hat er faserartige, concentrische Streifen beobachtet, ebenso feine, mehr parallelen Fasern ähnliche Bildungen; von dem Kern sollen sich gelegentlich noch Reste nachweisen lassen. Rabl (40) konnte feine Linien sehen, von denen er einen Theil als der Oberfläche, einen andern dem Zellinnern angehörig betrachtet. Unna (59) fand isolirte Zellen mit Zacken besetzt, die er für die verkürzten Stacheln der Hornmembran hält; dieselbe Anschauung vertritt Rausch (49), dem es gelang, ein feinkörniges Oberflächenrelief nachzuweisen. Neuerdings hat Merk (35) die Behauptung aufgestellt, dass die Membran der Hornzelle durchlöchert sei und dass durch diese Poren die Verbindungsfäden der einzelnen Zellen hindurchtreten sollen.

Was die Intercellularstruktur angeht, so bleiben nach Unna (59) und Rabl (40) die Zellen der Hornschicht durch die geschrumpften Intercellularbrücken mit einander in Verbindung,

wodurch das feste Gefüge des Strat. corn. bedingt sein soll. Während letzterer noch eine Kittsubstanz annimmt, wird diese von Unna in Abrede gestellt. Koelliker (26) konnte feine Intercellularräume mit Andeutungen von Fäden nachweisen, welche die einzelnen Schüppchen in Verbindung setzen sollen.

Bei der Besprechung des Baues der Hornschicht erscheint es mir zweckmässig, insofern von meinem bisherigen Verfahren abzuweichen, als ich die Reihenfolge von innen nach aussen nicht einhalten, sondern in umgekehrter Ordnung vorgehen werde.

Unterwirft man ein Stückchen Haut von Vola manus oder Planta pedis der Maceration, indem man sich als Macerationsmittel der eingangs erwähnten Flüssigkeiten bedient, so lässt sich schon nach 24 Stunden die Hornschicht als eine breiige Masse abstreichen, die unter dem Mikroskop zahlreiche isolirte Zellen erkennen lässt. Die Zellen erscheinen bald mehr oder weniger abgeplattet, zeigen deutliche Felder an der Seite, die von dem Druck der Nachbarzellen herrühren und eine undeutlich granulirte Oberfläche, gelegentlich auch feine Streifungen. Färbt man nun mit concentrirter wässriger Methylviolettlösung, so zeigen sich alle Zellen (Fig. 10) dunkelblauviolett gefärbt mit Ausnahme einer Stelle etwa in der Mitte der Zelle; hier ist eine rundliche Parthie, die wesentlich schwächer tingirt erscheint, aber gegenüber der Umgebung sich nicht scharf absetzt, sondern allmählich in sie übergeht. Es ist kein Zweifel, dass diese hellere Stelle der leeren Kernhöhle entspricht. Daneben treten nun an der Zelle bald schärfer, bald schwächer gefärbte unregelmässige Felder hervor, die Druckstellen der Nachbarzellen. Als Haupterscheinung fällt aber eine feine Streifung in's Auge; die ganze Zelle wird von Fasern in allen Richtungen durchzogen; durch verschiedene Einstellung des Tubus kann man sich überzeugen, dass jedenfalls der grösste Theil derselben im Zellinnern gelegen ist, während die übrigen der Oberfläche zukommen. Bringt man ein Stückchen Haut von der gleichen Körperstelle in Verdauungsflüssigkeit, so tritt schon nach wenigen Stunden eine Trennung ein; ein Theil löst sich ab, schrumpft zusammen und wird schliesslich aufgelöst, das ist die Kutis mit Strat. Malp. und gran., während der andere, die Hornschicht, zunächst durch Aufquellen sein Volumen ausserordentlich ver-

grössert. Dabei haften zuerst die Zellen mit Ausnahmen der oberflächlichen fest aneinander und lassen sich nur durch Zerzupfen mit der Nadel isoliren; bald aber beginnt das ganze Stück, von der Peripherie her fortschreitend, sich in eine breiige Masse umzuwandeln, während im Innern sich noch länger ein festerer Kern erhält. So gewonnene isolirte Zellen zeigen, ohne Deckglas betrachtet, das Bild, wie es in Fig. 11 wiedergegeben ist. Die Zelle ist abgerundet, aufgetrieben und ausserordentlich stark lichtbrechend, so dass sie fast den Eindruck eines Fetttropfens macht; die Peripherie wird von einem hellen Saum gebildet. Beim Auflegen des Deckglases schwindet der starke Glanz, um nach Entfernung desselben wiederzukehren; die Form erfährt dabei keine Aenderung. Offenbar handelt es sich hierbei um eine Alteration der Brechungsverhältnisse, weil Zellen, die in der Untersuchungsflüssigkeit tiefer schwimmen, den Glanz nicht zeigen, ihn aber annehmen, sobald sie an die Oberfläche gelangen. Eine Behandlung solcher durch die Verdauung isolirten Zellen mit Methylviolett zeigt keine wesentliche Aenderung gegenüber den macerirten, mit Ausnahme ihrer mehr abgerundeten Gestalt.

Macerirt man nun Haut von anderen Körperstellen — es wurde von mir dazu Haut der Hüftgegend verwendet —, so lässt sich die Hornschicht nicht als breiige Masse abstreichen. Nach ca. 48 Stunden kann man sie in toto als ein zusammenhängendes Häutchen ablösen; um jedoch die Zellen zu isoliren, genügt nicht ein einfaches Abschaben oder ein leichter Druck mit dem Glasstab, sondern man hat noch Mühe, mit der Nadel das Häutchen zu zerzupfen. Die isolirten Zellen sind sehr stark abgeplattet und lassen von einer feineren Struktur kaum etwas erkennen. Bringt man nun Haut von derselben Körperstelle in Verdauungsflüssigkeit, so tritt auch hier eine Trennung ein; während Kutis und Epidermis mit Ausschluss der Hornschicht der Auflösung anheimfällt, löst sich die letztere gleichfalls als ein dünnes Häutchen ab, ohne besondere Quellungserscheinungen zu zeigen. Dieses Häutchen zerfällt auch bei sehr langer Einwirkung der Verdauungsflüssigkeit nicht ohne weiteres in einzelne Zellen; ich habe es 14 Tage und noch länger bei 42° in der Pepsin-Salzsäurelösung gelassen, ohne dass ein Zerfallen eingetreten wäre; eine Lockerung wurde dann allerdings bemerkbar, doch konnten die Zellen nur mit Zuhilfenahme der Nadel isolirt

werden. Bei Zellen, die nur einige Tage in der Verdauungsflüssigkeit zugebracht hatten, zeigte sich gegenüber den Zellen von Vola manus und Planta pedis ein auffallender Unterschied, insofern hier die durch die stärkere Lichtbrechung deutlich gemachte Quellung nur auf einen scharf umschriebenen Theil in der Mitte der Zelle beschränkt blieb (Fig. 12) und diesen als eine deutliche Blase hervortreten liess, während der übrige Zellleib seine abgeplattete, unregelmässig begrenzte Form beibehielt. Färbte man eine Zelle mit Methylviolett, so nahm die ganze Zelle die Farbe ziemlich gleichmässig an (Fig. 13). Von feinerer Streifung oder Faserung war nichts zu erkennen, höchstens konnte man eine undeutliche Granulirung der Oberfläche beobachten; dagegen zeigten sich auch hier gröbere, dunklere Streifen, die Druckgrenzen der Nachbarzellen. Die centrale Blase hatte als auffallendes Merkmal einem scharfen, farbigen Kreis Platz gemacht. Zellen, die aus dem Häutchen nach stärkerer Lockerung des Zellverbandes isolirt waren, wiesen keine centrale Blase mehr auf, dagegen war nun die ganze Zelle, ähnlich wie bei Fig. 11, nur etwas weniger stark aufgequollen.

Zunächst geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass die Verbindung der Hornzellen der Vola manus und Planta pedis viel lockerer ist, als die der Zellen der übrigen Hautstellen, die in Form von Lamellen zusammenhängen. Während ferner erstere unter Einwirkung von Verdauungsflüssigkeit rasch in toto aufquellen, bleibt die Quellung bei letzteren nur auf eine centrale Stelle, die leere Kernhöhle, beschränkt; der übrige Zellleib zeigt sich anfänglich unverändert, erst bei viel längerer Einwirkung der Verdauungsflüssigkeit quillt auch dieser auf. Das Zellinnere der ersteren Zellen wird von einem feinen Faserwerk gebildet, das sich gegen die Kernhöhle undeutlich abgrenzt, daher der verschwommene Umriss; während bei letzteren das Zellinnere faserlos ist und die Zellwände miteinander verklebt sind bis auf die Stelle, wo der Kern lag. Dieser findet sich, wie bereits erwähnt, schon innerhalb des Strat. gran. in einer kugeligen Auftreibung; hier ist also die nicht verklebte Wandung der Kernhöhle scharf von dem übrigen Zellleib abgegrenzt; bei der Färbung zeigt sich diese Grenze daher als ein scharfer Ring. Länger dauernde Einwirkung der verdauenden Reagentien vermag jedoch auch hier die

verklebten Wände zu lösen; die Zelle quillt dann in gleicher Weise wie die übrigen auf.

Behandelt man Zellen von Vola manus und Planta pedis nach dem von Rausch (49) angegebenen Verfahren, so kann man, wie er angiebt, eine feine Punktirung der Zelloberfläche beobachten neben einer verschiedenartigen Färbung der einzelnen Zellen, die von blau bis roth alle Farbennuancen zeigen; jedoch vermag ich seine Angabe, dass die rothen Zellen stets glatt seien, nicht zu bestätigen, da ich auch rothe Zellen deutlich punktirt fand. Rausch hat diese Tüpfelung so gedeutet, dass sie die gefärbten, verkürzten Zellstacheln darstellen würde; ich trage Bedenken, mich völlig dieser Auffassung anzuschliessen und zwar aus folgenden Gründen. Die von Rausch angegebene Methode erzeugt keine eigentliche Färbung, sondern Niederschläge, die bedingt werden durch die Mischung des polychromsauren Methylenblau mit dem zur Differenzirung benutzten rothen Blutlaugensalz. Von dieser Thatsache kann man sich leicht überzeugen, wenn man beide Lösungen im Reagensglas mischt oder besser unter dem Deckglas ineinanderfliessen lässt; es bilden sich dann Niederschläge vom groben Gerinsel bis zu den feinsten Körnern. Dass es sich auch bei der Färbung um solche Niederschläge handelt, geht daraus hervor, dass die Punktirung der Oberfläche ausbleibt, wenn man das Blutlaugensalz weglässt, dann aber auch an dem durchaus unregelmässigen Charakter der Granulirung selbst, die bald grob-, bald ausserordentlich feinkörnig erscheint. Ich habe in Fig. 14 eine solche Zelle wiedergegeben, an der auch gröbere Niederschläge eingezeichnet sind. Stets habe ich übrigens, was Rausch nicht erwähnt, auch hier die Kernhöhle durch schwächere Tingirung angedeutet gefunden, ein Umstand, der mich veranlasst, für das Innere der Zelle doch eine Färbung anzunehmen. Ueberhaupt möchte ich mit dem Einwand gegen die Rausch'sche Methode keineswegs eine Reliefbildung in seinem Sinne in Abrede stellen; dass diese thatsächlich vorhanden ist, dafür vermag ich unwiderlegliche Beweise zu bringen; nur neige ich zu der Annahme, dass nicht die Höhe der Oberflächenzacken durch die Punktirung bezeichnet wird, sondern stets die tiefste Stelle um diese herum, in der sich der Niederschlag festsetzen würde. Auf die Deutung der verschiedenen Farben der Zellen werde ich später zurückkommen.

Ich gehe nunmehr zu der Besprechung des Aussehens der Hornschicht von Vola manus auf Schnitten über. An Präparaten, die in Alkohol gehärtet, 2,5—5,0 μ dick geschnitten und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, zeigte sich die Hornschicht vom Strat. gran. bis zur äussersten Peripherie blaugefärbt (Fig. 15). Die Färbung ist im allgemeinen gleichmässig, nur die basalsten Theile, die dem Strat. luc. entsprechen, zeichnen sich durch einen tieferen Farbenton aus. Die Zellen bilden jedoch keine zusammenhängende Masse, sondern sind von einander durch deutliche Intercellularräume getrennt, die stets als weisse Linien zwischen den Zellen auftreten und keine Farbe annehmen. Die Form der einzelnen Zellen ist keineswegs so einfach, wie man bisher annahm, und wie die Abbildungen von Koelliker (Fig. 152) oder von Rabl (Fig. 27) wiedergeben, sondern die Zellen zeigen eigenthümliche Gabelungen und Fortsätze, die ihrerseits wieder Theilungen unterliegen und in die dann, was die Hauptsache ist, die Nachbarzellen eingreifen, sodass alle Zellen fest ineinandergekeilt erscheinen. Nach der Peripherie, dem Strat. disjunctum Ranvier's, zu wird die feste Verkeilung gelockert, während die Zellen ihre abenteuerliche Form (Fig. 16) behalten. Die Zeichnung der Zellgruppen ähnelt der Zeichnung der Landesgrenzen einer Landkarte, wie Ernst (14) schon gesehen zu haben scheint. Bei stärkerer Vergrösserung kann man erkennen, dass die Oberfläche der Zelle mit kleinen Fortsätzen bedeckt ist (Fig. 16), die ziemlich dicht nebeneinanderstehen und an ihrem Ende etwas abgerundet sind, ich will sie deswegen als Zähnchen bezeichnen. Eine Verbindung dieser Zähnchen durch Fäden lässt sich niemals weder im basalen noch im peripheren Theil nachweisen; dagegen scheinen sie bald ineinanderzugreifen, bald einander gegenüberzustehen, wie Fig. 17 wiedergibt. Eine Substanz, welche die Intercellularräume ausfüllt, wie sie namentlich von Rabl behauptet wird, lässt sich färberisch auf keine Weise zur Darstellung bringen. Das feste Gefüge der Zellen der Hornschicht wird demnach nicht durch Verbindungsfäden oder durch eine Kittsubstanz bedingt, sondern durch das eigenthümliche Ineinandergreifen der Zellen. Die Abschilferung geschieht in der Weise, dass durch mechani-

sche Einwirkung die peripheren Zellen zunächst in ihrer Verkeilung gelockert werden und schliesslich abfallen; die Zähnchen selbst bleiben bis in die äusserste Peripherie unverändert erhalten. Sehr wahrscheinlich kommt dem Schweisse nach dieser Richtung hin eine besondere Bedeutung zu, dadurch dass er infolge seines Eindringens in die Intercellularräume die Auflockerung der Zellen begünstigt; diese scheint nämlich in der Umgebung der Drüsengangsöffnung auf der Oberfläche der Hornschicht bedeutend stärker zu sein als an den übrigen Stellen. Dass übrigens die Zellformen und die Zähnchen keine Kunstprodukte sind, etwa durch eine Schrumpfung in Alkohol bedingt, geht einmal daraus hervor, dass sich die Hornzellen der Einwirkung des Alkohols gegenüber überhaupt sehr indifferent verhalten, dann aber daraus, dass sich dieselben Verhältnisse auch an Präparaten finden, die in Zenker'scher Flüssigkeit gehärteter Haut entstammen.

Gegenüber der Hornschicht von Vola manus und Planta pedis zeigt die der übrigen Hautstellen ein abweichendes Verhalten. Hier sind die einzelnen Zellen thatsächlich, wie Zander beobachtet hat, zu Lamellen zusammengeschlossen, die in 5—6 Lagen übereinander geschichtet sind und mit einander an einzelnen Stellen in Verbindung stehen (Fig. 18). Intercellularräume sind hier nicht nachweisbar, ebensowenig Zähnchen; die Zellen scheinen fest mit einander verklebt. Da die einzelnen Lamellen durch Zwischenräume von einander getrennt sind, bei der Weiterbehandlung der Schnitte aber das in diese eingedrungene Paraffin gelöst wird, so verlieren solche Lamellen gelegentlich ihren Halt und legen sich um; man erhält so ein Flächenbild, in dem man erkennen kann, dass die Lamellen aus Zellen zusammengesetzt sind (Fig. 19), deren Membranen fest mit einander verklebt erscheinen. Die Lamellen bestehen also aus stark abgeplatteten Zellen, deren Wände aneinanderliegen, dadurch zeigen sie eine doppelte Contourirung; ein Inhalt lässt sich nicht nachweisen.

Wie schon erwähnt, sind die in Alkohol fixirte Zellen von einer homogenen, gleichmässig gefärbten Masse ausgefüllt. Nur selten kann man eine Zelle beobachten, die in der Mitte eine Durchlöcherung zeigt. Fig. 15 giebt zwei solcher Zellen wieder. Dieses Loch entspricht der leeren Kernhöhle. Es

scheint auffallend, dass Andeutungen einer solchen sich nur spärlich finden, während doch nachweisbar jede Zelle ihre Kernhöhle besitzt. Der Grund ist der, dass sie nur dann deutlich wird, wenn sie auf beiden Seiten angeschnitten ist, also direkt ein Loch in dem Zellleib bildet. Bei nur einseitiger Eröffnung wird sie eben durch die Färbung des noch darunter oder darüber gelegenen Zellinhalts verdeckt. Was den Kern selbst angeht, so konnte ich Reste desselben in Gestalt kleiner Bröckel noch im Gebiete des Strat. lucid. beobachten, oft auch noch ganze, allerdings stark geschrumpfte Kerne; in den oberflächlichen Lagen dagegen war die Kernhöhle stets leer. Ab und zu sieht man auch Zellen, die nicht völlig blau gefärbt sind, sondern ein deutliches Maschenwerk im Innern zeigen (Fig. 20) mit einer mittleren faserlosen Stelle, die der Kernhöhle entspricht. Besser tritt die Faserung an Hornzellen hervor, die in Zenker'scher Flüssigkeit fixirt waren. Offenbar durch die Einwirkung der Müller'schen Lösung und des Eisessigs ist hier diejenige Substanz, die den Einblick verdeckt, gelöst worden. Man erhält dann Bilder, wie sie Zander gesehen und abgebildet hat. Jedoch zeigen nicht alle Zellen dasselbe Verhalten, sondern ein grosser Theil gleicht denen von in Alkohol fixirten Präparaten, d. h. sie waren mehr abgeplattet, von der oben beschriebenen Oberflächenbildung und mit homogenem Inhalt. Beide Arten hat auch Zander nebeneinander beobachtet und daraus Veranlassung genommen, einen Theil dieser Zellen als total verhornt zu bezeichnen. Dass dies jedoch nicht zutreffend ist, ergeben ohne weiteres die Verdauungsversuche, von denen gleich die Rede sein wird. Wie Rabl, dessen Argumenten ich mich auf Grund derselben Beobachtung anschliessen kann, schon treffend hervorgehoben hat, handelt es sich bei diesen bläschenförmigen Zellen um Quellungsprodukte, wie auch daraus hervorgeht, dass die Intercellularräume an ihnen völlig fehlen und die Membranen der benachbarten Zellen unmittelbar aneinander stossen; Andeutungen von Zähnchen konnte ich übrigens mehrere Male noch beobachten. Bei Färbung dieser Präparaten mit der Kromayer'schen Methode erkennt man deutlich eine Membran und ein feines Maschenwerk im Innern. Ich gebe in Fig. 21 drei derartige Zellen wieder.

Rabl hat die Behauptung aufgestellt, dass diese Fasermasse im Innern der Hornzelle nichts anderes wäre als die persistirenden Protoplasmafasern des Strat. Malp. Diese Annahme glaubt Kromayer (31) mit dem Hinweis entkräften zu können, dass das Fasernetz in letzteren Zellen ein viel feineres sei als das in den Hornzellen, welches er nur für ein Kunstprodukt erklärt. Dem gegenüber trete ich völlig der Ansicht Rabl's bei und zwar aus folgenden Gründen. Einmal kann dieses Netzwerk continuirlich in allen Zellschichten verfolgt werden, vom Strat. Malp. (Fig. 3), durch das Strat. gran. (Fig. 8) bis in's Strat. corn. (Fig. 21); dass sich das feine Fibrillennetz dabei etwas vermindert, ist ohne wesentliche Bedeutung; die Veränderung besteht, wie wir sehen werden, vor allem darin, dass es der Verdauungsflüssigkeit gegenüber etwas widerstandsfähiger geworden ist. Zweitens lässt es sich durch alle Schichten mit Hilfe der Kromayer'schen Methode nachweisen; wenn es also in einer Schicht Kunstprodukt ist, so müsste man annehmen, dass das gleiche auch in anderen Lagen der Fall ist; mir ist jedoch nicht bekannt, dass die so dargestellten Fasern von Kromayer selbst oder von anderen Autoren für Kunstprodukte gehalten werden. Endlich müsste doch noch ein Zerfallsprodukt der Protoplasmafasern nachweisbar sein, wenn diese auf dem Wege zur Hornschicht zu Grunde gehen würden. Da aber feststeht, dass das Keratohyalin als solches nicht anzusehen ist, haben wir mit Rabl das Maschenwerk der Hornzellen als die persistirende Fibrillarmasse der Zellen des Strat. Malp. und gran. aufzufassen.

Ebenso wie der im Zellinnern gelegene Theil der Fibrillarsubstanz sich in den Zellen des Strat. corneum erhalten hat, trifft dies für den peripheren, das Exoplasma, zu. Wir haben gesehen, dass sich dessen Fibrillen innerhalb des Strat. gran. zu einer deutlichen Membran verdichtet haben, und diese Membran finden wir wieder im Strat. corneum nur mit dem Unterschiede, dass sie sich hier als völlig verhornt erweist. Ihre Zusammensetzung aus einzelnen Fasern lässt sich noch an dem Oberflächenbau der Hornzelle erkennen, auf deren streifigen Charakter ich oben aufmerksam gemacht habe. Neben den dort angeführten Autoren, Koelliker und Rabl, hat be-

sonders auch Ranvier (47) Beobachtungen in der gleichen Richtung gemacht; er sagt von den Zellen der basalen Lagen des Strat. lucid.: Elles possèdent une enveloppe dans laquelle se trouvent des fibrilles épidermiques enroulées comme les fils d'un cocon.

Es frägt sich nun noch, woher die eigenthümliche Zähnchen stammen, welche der Oberfläche der Hornzelle aufsitzen. Die Zellen des Strat. granul. sind, wie oben beschrieben, noch mit einander durch Intercellularbrücken verbunden, die aber in der Hauptsache hier nur noch aus den medialen Knötchen bestehen, während die Faser selbst bedeutend verkürzt ist. Am Uebergange des Strat. gran. in das Strat. corn. sind jedoch nur noch Knötchen nachweisbar. Diese bilden sich zu den Zähnchen der Hornzelle um, wobei sie wahrscheinlich in der Mitte durchreissen, ein Vorgang, der mit einer geringen seitlichen Verschiebung der getrennten Stücke gegen einander verbunden sein kann. Dadurch wird die Verbindung der beiden Zellen gelöst, sodass innerhalb der Hornschicht keine Brücken mehr vorhanden sind. Dass es zu einer Trennung des Knötchens in zwei gleiche Theile kommt, geht daraus hervor, weil man stets sieht, dass an die Stelle, wo ein Knötchen lag, bei der Umwandlung in die Hornzelle ein Zähnchen getreten ist. Es kann sich jedoch nicht das ganze Knötchen umgebildet haben, weil ja sonst der gegenüber liegenden Zelle nach ihrem Uebertritt ins Strat. corn. ein Zähnchen fehlen müsste; ein solches Verhalten ist jedoch nicht zu konstatiren. Jede Hornzelle zeigt vielmehr ihren Rand mit Zähnchen besetzt, die genau soweit von einander entfernt sind wie die Knötchen des Strat. granul. Die direkte Beobachtung, dass eine Hornzelle ein deutliches Zähnchen hatte, während die anstossenden Zelle des Strat. gran. ein derselben Brücke angehöriges, verkleinertes Knötchen aufwies, ist mir allerdings nicht gelungen; es liegt dies daran, dass die Knötchen ihre Farbe schon abgegeben haben, bevor die Zähnchen scharf differenzirt sind. Darum ist der Beweis für die Theilung nur indirekt zu erbringen. Sobald also die seit ihrer Entstehung mit einander durch Brücken verbundenen Zellen diesen Zusammenhang lösen, scheint auch das Knötchen sich zu theilen; damit gewinnt die Annahme, dass dieses Gebilde nur genetisch zu betrachten ist und nur die Zellgrenze markirt, an Bedeutung.

Die Frage nach dem Sitze der Hornsubstanz

kann nur durch Verdauungsversuche gelöst werden. Bringt man Hautstückchen von Vola manus oder Planta pedis in die Verdauungsflüssigkeit, so vollziehen sich zunächst die bereits oben geschilderten Vorgänge, die Auflösung der Kutis und die Quellung der Hornschicht. Ich habe nun ein solches gequollenes Hornstückchen, noch ehe der Zellverband zu sehr gelockert war, in fliessendem Wasser gehörig ausgewaschen, in Alkohol gehärtet, in Paraffin eingebettet und 2,5 μ dick geschnitten. Dabei zeigte nun die ganze Hornschicht vom Strat. gran. bis zur Peripherie das gleiche Verhalten. Sämmtliche Zellen sind bläschenförmig aufgequollen (Fig. 22), von einer deutlichen Membran umgrenzt und mit einem reichen Maschenwerk im Zellinnern erfüllt, von dem nur eine mittlere ovale Stelle, die Kernhöhle, frei bleibt. Intercellularräume sind nicht vorhanden; die Membranen der benachbarten Zellen liegen direkt auf einander; hie und da sind Andeutungen von Zähnchen zu erkennen. Das Bild ist also dasselbe wie bei den mit Zenker'scher Flüssigkeit fixirten Präparaten, nur mit dem Unterschiede, dass jetzt alle Zellen den gleichen Bau zeigen. Damit ist bewiesen, dass Zander im Unrecht ist anzunehmen, dass innerhalb der Hornschicht der Vola manus und Planta pedis sich total verhornte Zellen finden. Die an der äussersten Schnittperipherie gelegenen Zellen zeigen einen Theil ihres faserigen Inhalts gelöst und nur noch von einer Membran umgeben (Fig. 23).

Unterwirft man nun einen derartigen Schnitt nochmals der Verdauung, so löst sich das ganze Fasernetz im Innern jeder Zelle; es bleibt nichts zurück als die Membran, die mit der der Nachbarzelle zu einer einzigen Lamelle verklebt erscheint (Fig. 24). Die Angaben Unna's (59), dass noch eine fädige Verbindung zwischen diesen beiden Membranen vorhanden sei, kann ich ebensowenig wie Behn (2) und Rabl (40) bestätigen. Niemals habe ich etwas gesehen, das auch nur im entferntesten im Unna'schen Sinne hätte gedeutet werden können; die Zellgrenzen waren stets durch eine einfache Lamelle markirt.

Interessant ist der Verdauungsversuch mit Haut von der Hüftgegend. Das abgelöste Häutchen, ausgewaschen, in Alkohol fixirt und geschnitten, erscheint aus Lamellen aufgebaut, die abgesehen von einer etwas grösseren Lockerung der lamellösen

Lagen untereinander genau dem Bilde von nicht verdauter Haut entsprechen (Fig. 18). Auch hier ist die Doppelkontourirung deutlich. Bringt man aber einen derartigen Schnitt nochmals in die Verdauungsflüssigkeit, so lösen sich die Lamellen zu einem Netzwerk auf (Fig. 25); die doppelte Kontourirung ist verschwunden; anstatt der dicken Bänder zeigen sich feine Linien — kurz das Bild ist das gleiche wie das von der Haut der Planta pedis gewonnene. Daraus kann man schliessen, dass den Zellen der übrigen Hornschicht das feine Faserwerk fehlt; jedoch sind die aneinander liegenden Zellwände nicht miteinander verwachsen, sondern nur verklebt und lassen sich bei direkter Einwirkung von geeigneten Reagentien abheben. Der Verdauungsversuch stützt also das schon durch die Behandlung isolirter Zellen gewonnene Resultat.

Damit komme ich zur Bestätigung des schon längst von Unna (59, 63) aufgestellten Satzes, dass die Hornsubstanz der Hornzellen nur auf die Membran beschränkt ist, dass ferner die basalen Zellen der Hornschicht — das Strat. lucid. inbegriffen — genau in gleichem Grade verhornt sind wie die am weitesten peripher gelegenen, und drittens dass eine regionäre Differenz in dieser Beziehung für die verschiedenen Hautstellen nicht besteht. Das Keratohyalin kann also, wie Zander annahm, ebensowenig Hornsubstanz sein, wie die von Ernst (14) beschriebenen Granula im Innern der Zelle. Wenn man eben nur die Substanz als Keratin bezeichnet, welche der Verdauung widersteht, so kann auch das in der Zelle gelegene Maschenwerk nicht als verhornt bezeichnet werden, da es bei angeschnittener Zelle sich löst. Der Umstand jedoch, dass die Fibrillen ausserordentlich säurebeständig zu sein scheinen, insofern sie entgegen der die Maschen ausfüllenden Masse bei Verdauung in toto nicht zerstört werden, machte es wahrscheinlich, dass doch die Fasern in ihrer Zusammensetzung irgend eine Umwandlung erfahren haben, jedenfalls nicht mehr aus dem gleichen Eiweisskörper bestehen wie innerhalb des Strat. Malp.

Die Unterschiede zwischen den Hornzellen der Vola manus und Planta pedis und den nach dem

Zander'schen Typus *B* gebauten Hautstellen sind lediglich durch mechanische Momente bedingt. Wie schon früher hervorgehoben, ist der Druck und Zug, den die einzelnen Zellen bei ihrem Vorrücken nach der Peripherie erleiden, um so stärker, je geringer die Zellenzahl ist. Die Zelle wird also in letzterem Falle früher abgeplattet und in die Länge gezogen; damit werden auch die Intercellularräume bis zum völligen Verschwinden verengert, sodass die Zellen fest aneinander liegen. Bei der Kleinheit der Zellen im Strat. Malp. ist eigentlich nur die periphere Fibrillenmasse stärker entwickelt; indem sich diese zur Hornsubstanz umwandelt, werden infolge des gesteigerten Zuges und Druckes die Zellwände aufeinander gepresst. Dadurch geht das ohnehin nur in Spuren vorhandene Maschenwerk im Zellinnern zu Grunde; die Wände verwachsen jedoch nicht miteinander, da wohl die Zellen keine aktive Lebensthätigkeit mehr entfalten können, sondern es kommt nur zu einer festen Verklebung. Wie die Wände ein und derselben Zelle sich aneinander legen und so ein anscheinend total verhorntes Plättchen gebildet wird, vollzieht sich der gleiche Vorgang zwischen den Nachbarzellen; auch hier kommt es nur zu einer festeren Verklebung der einander zugekehrten Membranseiten, die durch geeignete Mittel jedoch gelöst werden kann.

Neuerdings hat Merk (35) die Theorie aufgestellt, dass dem Plasma der Hornzellen eine Lebensthätigkeit zukomme, die sich darin äussern soll, dass die Zellen durch angebliche ihre Membran durchsetzende Poren im Stande seien, überflüssige Flüssigkeitsmengen aus dem tiefer gelegenen Gewebe in sich aufzunehmen und durch Verdunstung an die Oberfläche abzugeben; es komme ihnen so eine bedeutende regulatorische Thätigkeit zu. Merk kam zu dieser Annahme, weil er beobachtet hatte, dass bei Injektionen in die Fingerbeere die basalen Hornzellen gequollen waren. Ganz abgesehen davon, dass eine des Kerns entbehrende Zelle noch aktive Lebenserscheinungen zeigen soll, ist die anatomische Grundlage der Theorie unrichtig; denn Poren, welche die Zellmembran durchsetzen, existiren nicht; wären solche vorhanden, so müssten sie sich doch bei ganz oder theilweise verdauten oder mit Alkalien behandelten, aufgequollenen Zellen auf dem Durchschnitte als Unterbrechungen der Membran zeigen; derartige Lücken kann ich aber nirgends finden, noch sind

sie je von anderen Autoren beschrieben oder abgebildet worden. Ferner aber hat Merk den in diesem Falle wichtigen Unterschied zwischen den Hornzellen der Vola manus und der übrigen Haut nicht beachtet. An den letzteren ist es absolut unmöglich, Flüssigkeit in das Innere der das Strat. corn. bildenden Hornlamellen hineinzupumpen. Wie schwer sich hier die aneinander liegenden Zellwände lösen, beweisen meine oben angeführten Versuche. Die ganze von Merk behauptete regulatorische Thätigkeit würde sich also bestenfalls auf die Hornschicht der Vola manus und Planta pedis beschränken können.

Es bleibt nun noch die Erörterung über diejenige Substanz, welche das Maschenwerk der Hornzellen ausfüllt. Bekanntlich war es Ranvier (44), der zuerst innerhalb des Strat. lucid. eine eigenthümliche, fettartige und tropfenbildende Masse beschrieb, die sich besonders mit Pikrokarmin lebhaft färbte, und von ihm als Eleidin bezeichnet wurde. Dieses Eleidin füllte die basale Hornzelle und floss beim Anschneiden aus. In den mehr peripher gelegenen Theilen der Hornschicht war diese Masse nicht mehr nachweisbar; weder zeigten sich hier die charakteristischen Tropfen noch die spezifische Pikrokarminfärbung. Das Eleidin blieb also auf die basale Lage beschränkt; ihm soll das Strat. lucid. seinen eigenthümlichen matten Glanz verdanken, den Oehl (37) zu dieser Namengebung veranlasste. An den übrigen Hautstellen — die eben gemachten Angaben beziehen sich nur auf Vola manus und Planta pedis — war weder im Strat. lucid. noch in den höheren Lagen deutliches Eleidin nachweisbar. Nach den Untersuchungen von Dreysel und Oppler (10) soll es sich nur ab und zu in Spuren in der basalsten Zellreihe der Hornschicht vorfinden. Ueber die Herkunft des Eleidins gehen die Ansichten auseinander. Von Ranvier, Rabl u. a. wird es als das Umwandlungsprodukt des Keratohyalins betrachtet, während die beiden oben genannten Autoren und mit ihnen Buzzi, wenigstens in seiner ersten Arbeit (8), Eleidin und Keratohyalin als Substanzen ansehen, die wenig mit einander zu thun haben.

Wenn man die Haut in Alkohol oder Formol gehärtet hat, so erscheint, wie bereits erwähnt und in Fig. 15 wiedergegeben, der Inhalt der Hornzellen als eine homogene Masse, in der im Allgemeinen kein feinerer Bau, insbes. kein

Netzwerk zu erkennen ist. Die basalen Theile, d. h. die 3 bis 4 untersten Zelllagen, unterscheiden sich von den übrigen nur durch die intensivere Färbung vor allem bei Verwendung von Eisenhämatoxylin. Bei Hautstücken, die in Zenker'scher Flüssigkeit fixirt (Fig. 21), oder bei solchen, die in toto der Verdauung unterworfen waren (Fig. 22), tritt nun bei Anwendung der gleichen Färbungsmethoden ein deutliches Maschenwerk hervor, während der zwischen den Fasern gelegene Theil völlig ungefärbt bleibt. Daraus folgt, dass die gleichartige Färbung im ersteren Falle bedingt ist durch das Vorhandensein einer Substanz, die das Maschenwerk völlig ausfüllt, durch entsprechende Behandlung jedoch in Lösung geht und sich dadurch dem färberischen Nachweis entzieht; damit tritt das unveränderte Zellgerüst hervor. Nun haben bereits Dreysel und Oppler nachgewiesen, dass das Eleidin in allen stärkeren Säuren lösbar ist, aber auch in Müller'scher Flüssigkeit; bei der Zenker'schen wirken zur Lösung mit der letzteren der Eisessig zusammen, bei der Verdauungsflüssigkeit die Salzsäure. Damit ist bewiesen, dass die das Fasernetz der Hornzellen ausfüllende Masse das Eleidin ist. Es hat Grosse (20) die Behauptung aufgestellt, dass das Eleidin in Alkohol fest werde und dann auf dem Schnitte nicht mehr austrete; dieser Auffassung traten jedoch Dreysel und Oppler entgegen, da sie nachweisen konnten, dass auch bei Alkoholfixirung des Eleidin seinen flüssigen Charakter behält. Thatsächlich füllt es doch die Zellen des Strat. lucid. aus; wenn es also in derselben Lage einmal fest, das andere Mal mehr flüssig erscheint, so liegt der Grund in der verschiedenen weiteren Behandlung der Präparate. Der Ausdruck Eleidin ist reservirt für die in den basalen Theilen der Hornschicht gelegene Masse, deren Haupteigenschaft ihre flüssige Beschaffenheit ist. Da nun die Zellen der ganzen Hornschicht mit einer homogenen Substanz sich gefüllt erweisen, die sich im basalen Theile, wo sie das Eleidin darstellt, nur durch eine stärkere Aufnahmefähigkeit für Farbstoffe auszeichnet, Säuren gegenüber aber sich in der ganzen Schicht gleich verhält, so haben wir es in den übrigen Zelllagen mit einer Masse zu thun, die ein Derivat des Eleidins ist; diese Substanz ist besonders dadurch charakterisirt, dass sie eine mehr feste Consistenz hat und infolge dessen aus der angeschnittenen Zelle nicht auszu-

fliessen vermag. Der Kürze wegen bezeichne ich sie als Par-eleidin.

Um die Frage nach der Herkunft des Eleidins zu lösen, bedarf es nur der einfachen Beobachtung der Zellen an der Uebergangszone aus dem Strat. gran. in das Strat. corn. Neuerdings hat Ranvier (47) das Stat. lucid. in zwei Schichten eingetheilt, eine basale, unmittelbar an das Strat. gran. grenzende, die er als Strat. intermedium bezeichnet, und eine periphere, das eigentliche Strat. lucid. Die erstere Lage soll sich von letzterer dadurch unterscheiden, dass sie bei Fixirung in Osmiumsäure nach Pikrokarminfärbung als ein lebhaft roth gefärbtes Band erscheint, während das letztere ungefärbt bleibt; dieses Band soll aus 2—3 Zelllagen bestehen und seine periphere Abgrenzung eine gleichmässige sein, seine basale dagegen ausgezackt (festoné). An Präparaten, die in Alkohol fixirt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, scheint der Uebergang der Zellen des Strat. gran. in die des Strat. lucid. dadurch auffallend charakterisirt, dass die Keratohyalinschollen, mit denen die Zellen der ersteren Lage vollgepfropft sind, plötzlich verschwinden und einer diffusen Blaufärbung der ganzen Zelle Platz machen. Die Umwandlung trifft jedoch nicht die Zellen der peripheren Lage des Strat. gran. alle gleichmässig, sondern sie unterliegen vereinzelt dem Process; man findet also zwischen Zellen mit noch deutlichen Keratohyalinschollen solche, in denen an Stelle der letzteren schon jene homogene Masse getreten ist. Figur 26 giebt ein derartiges Bild wieder. So entsteht das eigenthümliche „festonnirte“ Aussehen, wie es Ranvier geschildert hat. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die homogene Substanz, die nun im Strat. lucid. die Zelle diffus erfüllt, also das Eleidin, nichts anderes ist, als die ineinander geflossenen Keratohyalingranula. Der sichere Beweis wird dadurch erbracht, dass sich thatsächliche Uebergänge von einer in die andere Form finden lassen. Ich gebe in Fig. 27 eine solche Zelle wieder, die nach der Kromayer'schen Methode gefärbt ist; während die eine Hälfte noch deutlich Schollen aufweist, ist die andere bereits diffus erfüllt; nach dem Grade der Färbung erkennt man, dass die dichteste Stelle am Rande liegt und nach der anderen Seite zu, also gegen den noch nicht zerflossenen Theil, abnimmt. In Fig. 26 ist die links gelegene Zelle noch mit getrennten Granula

vollgepfropft, während die rechte eben zerflossen ist; die ursprünglichen Schollen lassen sich noch an der dunkleren Färbung erkennen, die Zwischenräume zwischen den Granula, die erst durch das Zerfliessen ausgefüllt werden, an der helleren Tinction. Fig. 28 zeigt einen Schnitt, der mit Hämalaun und van Gieson'scher Mischung gefärbt ist; die Zelle am weitesten links lässt noch einzelne distincte Granula erkennen, die mittlere ist im Zerfliessen begriffen, befindet sich also etwa in demselben Stadium, wie die rechte in Fig. 26, während die Zelle rechts schon eine diffuse Infiltration aufweist. Interessant ist auch die Beobachtung Buzzis (9), der ursprünglich (8) den Standpunkt vertrat, dass beide Körper nichts miteinander zu thun hätten; er fand an Warzen, dass Eleidin innerhalb der Zellen des Strat. gran. neben Keratohyalin aufgetreten war, und neigt daraufhin zu der Annahme, dass trotz topographischer, morphologischer und chemischer Verschiedenheit das Eleidin vom Keratohyalin herstammt. Ranvier (47) drückt den Zusammenhang beider Substanzen durch folgenden Satz aus: L'éléidine granuleuse s'est transformée en éléidine diffuse. Durch das Zerfliessen erklärt sich auch der anscheinend ganz unvermittelte Uebergang vom Strat. gran. in das Strat. corn. in der einfachsten Weise.

Was den Zusammenfluss bedingt, muss einstweilen dahingestellt bleiben; es scheint mir jedoch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass Lösungsprodukte des Kernes es sind, die, in das Protoplasma der Zelle übertretend, das Keratohyalin verflüssigen, weil die Zone, in der der Hauptzerfall des Kerns sich vollzieht, mit jener Uebergangszone zusammenfällt.

Durch die Umwandlung des körnigen Keratohyalins in das flüssige Eleidin wird die Hornzelle von einer homogenen Substanz erfüllt, in der man, wenigstens bei Färbung mit Eisenhämatoxylin kein Maschenwerk mehr erkennen kann, während es nach den Angaben von Unna und Rabl bei Behandlung nach der Kromayer'schen Methode sichtbar sein soll; ich muss gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, etwas derartiges festzustellen; Zellen, wie sie Fig. 20 wiedergiebt, waren nur sehr spärlich vorhanden und lagen in mehr peripheren Schichten. Der Grund, warum das Faserwerk nicht hervortritt, ist darin zu suchen, dass das durch die Behandlung festgewordene Eleidin sich dem Farbstoff gegenüber ebenso verhält, wie das Netzwerk und die Mem-

bran; möglicherweise bestehen geringe Differenzen in Bezug auf die Stärke der Färbung, ohne dass sie sich aber bes. bemerkbar machten. Die gleiche Färbbarkeit aller Zelltheile wird an der Intercellularstructur sehr deutlich. So lange das Keratohyalin noch vorhanden ist, kann man die Brückenknötchen als Punkte wahrnehmen, die von den peripheren Keratohyalingranula scharf — durch die nicht gefärbte Membran — getrennt sind; mit dem Moment des Zerfliessens hört jedoch die Trennung auf und die Knötchen erschienen nun direct als die Zähnchen der Hornzelle in gleichmässiger Färbung mit deren Inhalt (Fig. 27).

Diejenigen Autoren, die Keratohyalin und Eleidin als nicht zusammengehörig betrachten, schliessen dies aus mehr oder weniger grossen Differenzen beider Substanzen chemischen Reagentien gegenüber. Da ich nach dieser Seite hin die beiden Körper nicht vollständig untersucht habe, kann ich auf eine Kritik der betreffenden Angaben nicht näher eingehen. Jedenfalls verhalten sich aber beide Substanzen in einer ganzen Reihe von Punkten gleich und, soweit ich dies beobachtet habe, will ich es anführen. Es ist stets behauptet worden, dass das Keratohyalin sich sehr stark mit Hämatoxylin färben lasse, das Eleidin dagegen nicht oder nur einen schwachen Ton annehme. Ich habe diesen Versuch nachgeprüft und mich zu der Färbung des Hämalauns bedient, zunächst ohne mit Eosin oder mit einem anderen Farbstoff nachzufärben. Das Keratohyalin nimmt allerdings diese Farbe sehr stark an, aber auch das Eleidin färbt sich, wenn auch schwächer; kein Unterschied besteht dagegen bei Anwendung des Eisenhämatoxylins, wie ein Blick auf die diesbezüglichen Fig. 15 und 26 ohne weiteres zeigt. Auch bei der Anwendung der Kromayer'schen Methode färben sich beide Stoffe gleich. Färbt man mit Hämalaun und Pikrinsäure-Fuchsinmischung nach van Gieson (Fig. 28) so lange, bis das Strat. corn. intensiv gelb erscheint, so ist zunächst der Unterschied zwischen Strat. gran. und Hornschicht auffallend. Man kann jedoch erkennen, dass auch innerhalb des Strat. gran. die zwischen den Keratohyalinschollen gelegenen Stellen gelb gefärbt sind, ebenso die Intercellularbrücken und die Membran; der fibrilläre Zelltheil zeigt also eine grosse Affinität zur Pikrinsäure, das Keratohyalin zum Hämalaun; ist es zerflossen, so wird die Vorliebe für den letzteren Farbstoff eine geringere; damit

bekommt die Pikrinsäure das Uebergewicht und färbt nun auch das Eleidin. Dies geht daraus hervor, dass man bei zerfliessendem Zellinhalt noch Schollenreste sehen kann, die einen blauen Grundton haben, aber bereits gelb überfärbt erscheinen. Auf dieselbe Weise lassen sich noch andere färberische Unterschiede erklären, besonders auch die bei Anwendung des Eosins. Weitere Beweise für die nahe Beziehung beider Körper ist ihre Löslichkeit in der Zenker'schen Flüssigkeit und der Salzsäure, wie bereits oben angegeben wurde. Ranvier (49) ist es sogar gelungen, durch Behandlung von Hautstückchen mit Chlornatrium die Keratohyalingranula schon innerhalb des Strat. gran. zum Zerfliessen zu bringen. Das alles beweist doch, dass auch nach der chemischen Seite hin, der Unterschied beider Substanzen nur ein minimaler sein kann. Dass übrigens dieser auch dann bestehen kann, wenn ein Körper aus dem anderen hervorgeht, ist selbstverständlich. Als Momente, die eine Veränderung beider Substanzen hervorbringen können, verweise ich auf die geringere Concentration des Eleidins gegenüber der compacten Masse des Keratohyalins, die bes. bei der Affinität zu Farbstoffen eine Rolle spielen dürfte, dann aber auch auf den Umstand, dass der Uebergang in den flüssigen Aggregatszustand eine Mischung mit den übrigen Zellbestandtheilen bedingt, bes. mit dem Zellsaft und den Lösungsprodukten des Kerns, deren Einwirkung auf die chemische Zusammensetzung und Reaktion des Zellinhalts sich unserer Berechnung entzieht.

Das Eleidin geht, wie oben auseinandergesetzt, in den höheren Lagen wieder in einen festeren Körper über, den ich als Pareleidin bezeichnet habe. Diese Substanz ist es nun, die noch bestimmte Veränderungen einzugehen scheint, die wir wohl als das anatomische Substrat der von Unna (58) und Anderen beschriebenen färberischen Differenzen der verschiedenen Lagen der Hornschicht, besonders gegenüber der Osmiumsäure und dem Pikrokarmin, ansehen müssen, da die Verdauungsversuche lehren, dass die übrigen Zellbestandtheile, die Membran und das Maschenwerk, innerhalb der ganzen Hornschicht gleich gebaut sind und sich nicht verändern. Ich glaube, dass auch auf die Beschaffenheit des Pareleidins alle die Befunde zurückzuführen sind, welche auf die Anwesenheit von Fett oder ähnlichen Substanzen in der Haut deuten. Ohne mich auf diese

Frage hier näher einzulassen, möchte ich die Aufmerksamkeit nur auf einen Punkt richten, der mir für ihre Beurtheilung ausserordentlich wichtig scheint und auf den ich in der Literatur keinen Hinweis finden konnte. Das ist die Frage nach der Einwirkung des Schweisses auf die Hornzellen. Bekanntlich verhalten sich die Zelllagen der Hornschicht nicht nur von innen nach aussen färberisch verschieden, sondern, worauf Rabl (40, 42) aufmerksam gemacht hat, es bestehen auch Abweichungen zwischen dem suprapapillären und dem interpapillären Theil des Strat. corn., derart dass sich z. B. ersterer mit Pikrokarmin dunkelroth färbt, letzterer dagegen blassroth, bei Behandlung mit Hämatoxylin und Methyleosin, jener blau, dieser roth. Nun hat Rausch (49) gleichfalls, wie bereits erwähnt, die Hornzellen bei Behandlung mit polychromsaurem Methylenblau verschieden gefärbt gefunden und zwar blaue und rothe Zellen und zwischen ihnen alle Uebergänge. Er ist wie auch Rabl der Ansicht, dass diese Erscheinung auf den grösseren oder geringeren Fettgehalt zurückzuführen sei. Ich möchte dafür Pareleidin setzen, aber weniger die Menge dieser Substanz dafür verantwortlich machen, als vielmehr eine bestimmte Reaktion des Zellinhalts. Man kann sich nämlich leicht überzeugen, wenn man polychromsaures Methylenblau im Reagensglas einmal mit Essigsäure, dann mit Kalilauge behandelt, dass im ersteren Falle eine deutliche Blaufärbung eintritt, im letzteren eine rothviolette, besonders auffallend nach Zusatz von etwas Alkohol. Der Versuch gelingt auch bei der Färbung von Zellen. Ich wählte zu diesem Zwecke Epithel der Mundhöhle; auf einen Theil desselben liess ich längere Zeit Essigsäure einwirken, auf einen andern ebensolange Kalilauge; die mit ersterer Flüssigkeit behandelten Zellen zeigten eine mehr bläuliche Färbung, die letzteren eine mehr röthliche. Man kann also sagen, Zellen mit saurer Reaktion neigen bei Behandlung mit polychromsaurem Methylenblau zu einer blauen Tingirung, mit alkalischer Reaktion zu einer rothen. Säuren und Alkalien vermögen aber nicht nur die Reaktion des Zellinhalts zu ändern, sondern auch diesen selbst zu lösen, wie für das Eleidin und Pareleidin bewiesen ist. Daneben hat aber noch Ranvier (47) in dem Chlornatrium ein Mittel gefunden, das besonders das Eleidin angreift, indem es in ihm Vacuolen bildet und Lösung verursacht. Eine solche Flüssig-

keit, die theils durch ihren Salzgehalt, theils durch die in ihr enthaltenen Säuren oder Alkalien zersetzend auf den Inhalt der Hornzellen einwirken kann, ist der Schweiss, der bald sauer, bald besonders bei längerem Stehen alkalisch reagirt. Der Bau der Ausführgänge der Schweissdrüsen begünstigt eine unmittelbare Umspülung der Hornzellen mit diesem Excret auf doppeltem Wege. Einmal besitzen diese Gänge, sobald sie in das Strat. corn. eintreten, nach den Untersuchungen von Koelliker (26) keine eigene Wand; ein Weg wird nur durch Auseinanderweichen der Zellen gebildet. Durch die Intercellularräume, die wie Kapillaren wirken, kann von diesen Gängen aus der Schweiss aufgesogen werden und die Zellen umspülen. Dann aber liegt die Ausmündungsstelle auf der Oberfläche in einer trichterförmigen Einsenkung; hier könnte also der Schweiss stagniren und von hier aus in die tieferen Schichten eindringen. Da nun die Ausführgänge stets im intrapapillären Theil der Epidermis gelegen sind, so würde dieser Theil mehr mit der Flüssigkeit imprägnirt sein als der entferntere suprapapilläre und darin könnte die Ursache für die verschiedene Färbbarkeit dieser Partien liegen. Das alles sind Erwägungen, die noch eingehender Untersuchung bedürfen. Jedenfalls möchte ich neben der austrocknenden Wirkung der Luft dem Schweiss den Hauptantheil an den Veränderungen zusprechen, denen der Inhalt der Hornzelle unterliegt.

Hinsichtlich des Baues der Hornschicht und ihrer Zellen lassen sich also folgende Sätze aufstellen:

1. Die Zellen der Hornschicht sind mehr oder weniger stark abgeplattete, kernlose Gebilde, an denen sich eine Membran, ein Netzwerk von feinen Fasern und eine dieses erfüllende homogene Substanz neben einer leeren Kernhöhle nachweisen lässt.

2. Die Verhornung hat ihren ausschliesslichen Sitz in der Membran; das Fasernetz besteht aus verändertem Protoplasma, ist jedoch verdaulich.

3. Die das Maschenwerk erfüllende Substanz erleidet auf dem Wege bis zur Peripherie gewisse Umwandlungen; sie bildet im basalen Theil das Eleidin, in den darüber gelegenen Lagen das Pareleidin.

4. Der Zusammenhang der Zellen wird durch eigen-

thümliche, gabelige Fortsätze der Zellen bedingt, in welche die Nachbarzellen eingreifen; es bestehen deutliche Intercellularräume, eine Kittsubstanz fehlt. Die ganze Oberfläche der Zelle ist mit kleinen Zähnchen bedeckt; Verbindungsfäden zwischen zwei Zellen sind nicht mehr vorhanden. Die Abschilferung geschieht durch Lockerung der Verkeilung, woran der Schweiss in hervorragender Weise betheiligt erscheint.

5. Alle Hornzellen zeigen vom Strat. gran. bis zur Oberfläche in Bezug auf Membran, Faserwerk, Intercellularstruktur und Verhornungsgrad den gleichen Bau. Umwandlungen betreffen nur das Eleidin, bz. das Pareleidin; dadurch wird wohl die verschiedene färberische Reaktion der einzelnen Lagen der Hornschicht bedingt.

6. Die Veränderung der beiden Körper wird anscheinend vor allem durch eine Imprägnation der Zellen mit dem Schweiss veranlasst.

7. Die Hornmembran entsteht durch Umwandlung des fibrillären Exoplasmas der Zellen des Strat. Malp. Das Fibrillennetz im Zellinnern wird durch die persistirenden Protoplasmafasern, die Fibrillarmasse, gebildet.

8. Das Eleidin entsteht durch Verflüssigung des Keratohyalins, der zerfallenen Interfibrillarsubstanz; Ursache dafür sind vielleicht in's Zellprotoplasma tretende, aufgelöste Produkte des Kernzerfalls.

9. Die Oberflächenzähnchen sind die veränderten Ranvier'schen Knötchen der Intercellularbrücken, die wahrscheinlich dabei einer Theilung in zwei Hälften unterliegen.

10. Von der in dieser Weise gebauten Hornschicht der Vola manus und Planta pedis unterscheidet sich diejenige der übrigen Hautstellen. Deren Elemente sind kernlos, jedoch mit deutlichen Kernhöhlen versehen, völlig abgeplattet und zu Lamellen aneinandergeschlossen ohne Intercellularräume und Zähnchen. Die Verhornung beschränkt sich jedoch auch hier nur auf die Membran; ein Netzwerk im Innern fehlt; ebenso das Eleidin, das an einzelnen Stellen jedoch sich in Spuren findet.

11. Die Hornzelle entsteht auch hier durch Umwandlung aus den Zellen der tieferen Epidermislagen in derselben Weise wie an Vola manus und Planta pedis. Der Unterschied im Bau ist kein principieller, sondern nur auf die Druck- und Zugwirkung zurückzuführen, der die einzelnen Zellen wegen ihrer bedeutend geringeren Anzahl hier in stärkerem Maasse unterliegen.

28. Januar 1900.

Literatur-Verzeichniss.

1. Aufhammer, Kritisirende Bemerkungen zu Schrön's Satz: Lo strato corneo trae la sua origine dalle ghiandole sudorifere. Verhandlungen der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg. 1869. I.
2. Behn, Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.
3. Beneke, Epithelfaserung der menschlichen Oberhaut. Verhandl. der Gesellsch. deutscher Naturf. und Aerzte zu Wien. 1894.
4. Biesiadecki, Haut, Haare und Nägel. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871.
5. Bizzozero, Sulla struttura degli epiteli pavimentosi stratificati. Rendiconti del R. Istituto Lombardo. Vol. II. 1871. Ref. in Centralbl. f. med. Wissensch. 1871.
6. Böhm und Davidoff, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 2. Aufl. 1898.
7. v. Brunn, Haut (Integumentum commune). Bardeleben's Handbuch der Anatomie des Menschen. 1897.
8. Buzzi, Keratohyalin und Eleidin. Monatshefte f. prakt. Dermat. 8. Bd. 1889.
9. Derselbe, Ueber Eleidin. Ebenda Bd. 23. 1896.
10. Dreysel und Oppler, Beiträge zur Kenntniss des Eleidins in normaler und pathologisch veränderter Haut. Arch. f. Dermat. und Syphil. Bd. 30. 1895.
11. Eddowes, Ueber die Natur der Herxheimer'schen Spiralen der Oberhaut. Monatsschrift f. prakt. Dermat. Bd. 11. 1890.
12. Ehrmann, Ueber die Herxheimer'schen Fasern in der Epidermis. Arch. f. Dermat. und Syphil. Bd. 24. 1892.
13. Ernst, Ueber die Beziehung des Keratohyalins zum Hyalin. Virchow's Archiv Bd. 130. 1892.
14. Derselbe, Studien über normale Verhornung mit Hülfe der Gram'schen Methode. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
15. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
16. Derselbe, Morphologie der Zelle und ihre Theilungserscheinungen. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 3. 1893.

17. Derselbe, Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anat. Hefte Bd. 6. 1896.

18. Garten, Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Function. Arch. f. Anat. und Physiol. Phys. Abtheil. 1895.

19. Gegenbaur, Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen. 7. Aufl. 1899.

20. Grosse, Ueber Keratohyalin und Eleidin und ihre Beziehung zum Verhornungsprozesse. Inaug.-Diss. Königsberg 1892.

21. Herxheimer, Ueber eigenthümliche Fasern in der Epidermis und im Epithel gewisser Schleimhäute des Menschen. Archiv f. Dermat. und Syphil. Bd. 21. 1889.

22. Derselbe, Ueber die Structur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1899.

23. Derselbe, Nachtrag und Berichtigung zu meiner Arbeit: Ueber die Structur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle. Ebenda Bd. 54. 1899.

24. Herxheimer und Müller, Ueber die Deutung der sog. Epidermisspiralen. Arch. f. Dermat. nnd Syphil. Bd. 36. 1896.

25. Manille Ide, La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi. La Cellule. T. 4. 1888.

26. Koelliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. 1889.

27. Kolossow, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, bes. der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Archiv f. mikr Anat. Bd. 52. 1898.

28. Kromayer, Ueber die Bedeutung der von Herxheimer im Epithel beschriebenen Fasern. Arch. f. Dermat. und Syphil. Bd. 22. 1890.

29. Derselbe, Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Bemerkungen über den normalen Verhornungsprozess und die Structur der Stachelzelle. Ebenda.

30. Derselbe, Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.

31. Derselbe, Zur Epithelfaserfrage. Monatshefte f. prakt. Dermat. Bd. 24. 1897.

32. Langerhans, Ueber Tastkörperchen und Rete Malpighi. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9. 1873.

33. Loeb, Ueber Regeneration des Epithels. Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 6. 1898.

34. Loewy, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.

35. Merk, Experimentelles zur Biologie der Haut. 1. Mittheil. Die Beziehungen der Hornschicht zum Gewebsafte. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. 1899.

36. Mertsching, Histologische Studien über Keratohyalin u. Pigment. Virchow's Archiv Bd. 116. 1889.

37. Oehl, Indagini di anatomia microscopica per servire allo studio dell' epidermide e della cute palmare della mano. Annali universali di medicina. 1857.

38. Philippson, Ueber Herstellung von Flächenbildern der Oberhaut und der Lederhaut. Monatsh. f. prakt. Dermat. Bd. 8. 1889.
39. Posner, Untersuchungen über Schleimhautverhornung (Pachydermia mucosae). Virchow's Arch. Bd. 118. 1889.
40. Rabl, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit bes. Rücksicht auf die Verhornung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.
41. Derselbe, Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschicht der Oberhaut erhalten? Arch. f. Dermat. u. Syphil. Bd. 41. 1897.
42. Derselbe, Haut. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 7. 1897.
43. Ramon y Cajal, Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithéliums pavimenteux stratifiés. Internat. Monatschr. für Anat. und Histol. Bd. 3. 1886.
44. Ranvier, Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de kératisation du revêtement épidermique. Comptes rendus de l'Academ. des sciences. T. 88. 1879.
45. Derselbe, Nouvelles recherches sur le mode d'union des cellules du corps umqueux de Malpighi. Ebenda T. 89. 1879.
46. Derselbe, Sur la structure des cellules des corps muqueux de Malpighi. Ebenda. T. 95. 1882.
47. Derselbe, Histologie de la peau. Arch. d'anatomie microscopique. T. 3. 1899.
48. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl. 1898.
49. Rausch, Tinctorielle Verschiedenheit und Relief der Hornzellen. Monatsh. f. prakt. Dermat. Bd. 24. 1897.
50. Reinke, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.
51. Renaut, Sur les fibres unitives des cellules du corps muqueux de Malpighi. Associat. franç. pour l'avancement des sciences. 14e Session. 1885.
52. Retzius und Key, Zur Kenntniss der Saftbahnen in der Haut des Menschen. Biologische Untersuchungen. 1881.
53. Rosenstadt, Ueber das Epitrichium des Hühnchens. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.
54. Schütz, Ueber den Nachweis des Zusammenhangs der Epithelien mit dem darunter liegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Arch. f. Dermat. und Syphil. Bd. 36. 1896.
55. Selhorst, Ueber das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut. Inaug.-Dissert. Berlin 1890.
56. Stöhr, Lehrbuch der Histologie. 8. Aufl. 1898.
57. Studnička, Ueber die intercellularen Verbindungen, den sog. Kuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Sitzungsber. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1898.
58. Tettenhammer, Ueber die Entstehung der acidophilen Leukocytengranula aus degenerirender Kernsubstanz. Anat. Anzeiger Bd. 8. 1893.

59. Unna, Entwicklungsgeschichte und Anat. der Haut. Ziemssen's Handbuch der Hautkrankheiten. 1882.
60. Derselbe, Die Färbung der Epithelfasern. Monatsh. für prakt. Dermat. Bd. 19. 1894.
61. Derselbe, Ueber Protoplasmafärbung nebst Bemerkungen über die Bindegewebszelle der Kutis. Ebenda.
62. Derselbe, Die spezifische Färbung d. Epithelprotoplasmas. Ebenda.
63. Derselbe, Ueber das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. Ebenda Bd. 24. 1897.
64. d'Urso, Giorn. nat. Nap. I. 1 u. 2 (citirt nach Ernst 13).
65. Waldeyer, Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, im bes. der Haare u. Federn. Beiträge zur Anat. u. Embryologie. Henle'sche Festgabe 1882.
66. Zander, Untersuchungen über den Verhornungsprozess. II. Mitthlg. Der Bau der menschlichen Epidermis. Arch. f. Anat. und Physiol. Anatom. Abtheilg. 1888.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII u. VIII.

(Wo nicht anders bemerkt, entstammen die Präparate der Vola manus des erwachsenen Menschen.)

Fig. 1. Basaltheil des Strat. Malp. mit angrenzender Kutis. Alkoholfixation. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Nachfärbung mit Rubin S. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 2. Zelle des Strat. Malp. Härtung und Färbung wie Fig. 1. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 3. Parthie aus dem Strat. Malp. Alkoholfixation. Färbung nach Kromayer. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 4. Parthie aus dem Strat. Malp. Formolfixation. Färbung mit Eisenhämatoxylin. Nachfärbung mit Rubin S. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 5. Zellen des Strat. Malp. von der Plantarhaut der Katzenpfote. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Färbung wie Fig. 4. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 6. Zellen aus dem basalsten Theil des Strat. granulos. Fixirung und Färbung wie Fig. 4. Vorfärbung mit Bordeaux. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 7. Parthie aus dem Strat. gran der Plantarhaut der Katzenpfote (aus demselben Schnitt wie Fig. 5). Fixation wie Fig. 5, Färbung wie Fig 4. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 8. Zellen aus dem Strat. gran. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Färbung nach Kromayer. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 9. Zellen aus dem Strat. gran. Fixirung und Färbung wie Fig. 1. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 10. Durch Maceration isolirte Zellen der Sohlenhaut. Färbung mit Methylviolett. Zeiss, Ap. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 11. Durch Verdauungsflüssigkeit isolirte Zellen der Sohlenhaut. Ungefärbt. Leitz. Obj. 5, Oc. 4.

Fig. 12. Durch Verdauungsflüssigkeit isolirte Zellen der Hüftenhaut. Ungefärbt. Leitz. Obj. 5. Oc. 4.

Fig. 13. Durch Verdauungsflüssigkeit isolirte Zellen aus der Hüftenhaut. Färbung mit Methylviolett. Leitz. Obj. 5, Oc. 4.

Fig. 14. Durch Maceration isolirte Zellen der Sohlenhaut. Färbung mit polychroms. Methylenblau nach Rausch. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 15. Schnitt durch das Strat. corneum. Alkoholfixation. Eisenhämatoxylinfärbung. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 16. Hornzelle des Strat. disjunctum. Aus demselben Schnitt wie Fig. 15. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 17. Intercellularstructur der Hornzellen. Aus demselben Schnitt wie Fig. 15. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 12.

Fig. 18. Schnitt durch in toto verdaute Epidermis von der Hüfte. Alkoholfixation. Hämalaunfärbung. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 2.

Fig. 19. Aneinanderstossende Hornzellen einer seitlich umgeklappten Lamelle der vorhergehenden Figur. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 20. Zelle aus dem Strat. corneum. Alkoholfixation. Eisenhämatoxylinfärbung. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 21. Zellen aus einem Schnitt durch das Strat. corn. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Färbung nach Kromayer. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 22. Zellen aus dem mittl. Theil der Hornschicht eines in toto verdauten Stückes Sohlenhaut. Fixation und Färbung wie Fig. 20. Leitz. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 23. Zellen von der äussersten Peripherie eines in toto verdauten Stückes Sohlenhaut. Fixation, Färbung, Vergrösserung wie Fig. 22.

Fig. 24. Hornschicht der Sohlenhaut nach Schnittverdauung. Hämalaunfärbung. Leitz. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 25. Hornschicht der Hüftenhaut nach Schnittverdauung. Hämalaunfärbung. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 4.

Fig. 26. Parthie aus der Grenzschicht zw. Strat. gran. und lucid. (Strat. intermed. Ranvier's). Aus demselben Schnitt wie Fig. 15. Eisenhämatoxylinfärbung. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Fig. 27. Zelle aus derselben Zone. Alkoholfixation. Färbung nach Kromayer. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 8.

Fig. 28. Parthie aus derselben Zone. Formolfixation. Färbung mit Hämalaun und Pikrinsäure-Fuchsin nach van Gieson. Zeiss. Ap. 2 mm, Oc. 6.

Anmerk. Die Fig. 4, 10 und 13 entsprechen im Farbenton nicht genau den Präparaten; auch ist in Fig. 13 die Oberflächengranulirung zu stark ausgeprägt wiedergegeben.

Ueber das Epithel der Membrana elastica posterior[1]) des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner grossen Zellsphären.

Ein Beitrag zur Kenntniss der Organisation der Zelle.

Von

Dr. **E. Ballowitz,** a.-o. Professor der Anatomie und Prosector an der Universität Greifswald.

Hierzu Tafel IX—XI und 49 Textfiguren.

Inhalts-Verzeichniss.

In den letzten Jahren sind verschiedene Anschauungen über die innere Organisation der Zelle aufgetaucht. Insbesondere hat man versucht, Form und Lage der Organe im Innern der Zelle sowie auch ihre Umbildungen und Verlagerungen während der Zelltheilungsvorgänge auf möglichst einfache mechanische Momente zurückzuführen. Dieses Bestreben ist gewiss anerkennenswerth. Ist doch, wie Flemming[2]) sagt, die Zurückführung

1) Descemet'sche Haut, Lamina s. Membrana Descemeti, Lamina Desmoursi.

2) Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. III, pag. 54.

der Lebenserscheinungen auf physikalische Vorgänge mit die höchste Aufgabe, welche sich der biologische Naturforscher stellen kann. Auch spielen sehr wahrscheinlich in bestimmten Fällen einfache mechanische Momente eine wichtige Rolle, wie z. B. Zug- und Stemmwirkungen gewisser Fasersysteme bei der Zelltheilung. Indessen hat man meiner Ansicht nach doch über das Ziel weit hinausgeschossen, so einfach, wie man sich oft wohl gedacht hat, ist der Aufbau der Zelle denn doch nicht. Vor Allem vergisst man zu leicht, dass in der Zelle beständig veränderungsfähige und sich auch verändernde Bildungen von einem so äusserst minutiösen Aufbau vorliegen, dass wir ihre feinste Zusammensetzung wohl kaum erst zu ahnen vermögen.

Auch ist es nicht zulässig, an einer Zellenart gemachte Beobachtungen ohne Weiteres zu verallgemeinern und auf alle Zellformen zu übertragen. In der That sind ja die Zellen je nach den von ihnen übernommenen Funktionen äusserst verschiedenartig organisirt, sodass es schwer hält, allgemein gültige feinere Organisationsverhältnisse an ihnen festzustellen.

Für die Beantwortung allgemeiner cellulärer Fragen ist die Wahl des Untersuchungsobjektes von grosser Bedeutung. Es kommt darauf an, Zellformen ausfindig zu machen, welche möglichst einfach gebaut sind, keine hervorstechende, die Struktur einsinnig beeinflussende Funktion besitzen und für die Untersuchung zur Erhaltung unzweideutiger Resultate besonders geeignet sind. Nerven- und Muskelzellen, Sinneszellen, Drüsenzellen, Chromatophoren u. a. m. sind schon zu sehr specificirt und einer speciellen physiologischen Aufgabe angepasst, in ihnen drängen sich die specifischen Strukturen zu sehr in den Vordergrund, um die primären, einfachsten Verhältnisse deutlich erkennen zu lassen. Das gleiche gilt auch für die Leucocyten, welche M. Heidenhain als den Typus einer einfachen Zelle hingestellt hat. Meiner Ansicht nach dürfen die Leucocyten hierauf aber schon keinen Anspruch mehr machen, da sie in hervorragendem Maasse das Vermögen besitzen, sich zu contrahiren und durch partielle und totale Contraktion ihre Körperform zum Zwecke der Lokomotion und Fremdkörperaufnahme[1]) zu ändern.

Nach einigem Suchen nach passenden Objekten wandte ich

1) Ehrlich sieht „vielleicht eine der wichtigsten Funktionen der polymorphkernigen Wanderzellen darin, dass sie ihre Granula an

den nicht secernirenden Epithelien mein Augenmerk zu. Diese Epithelzellen erfüllen ja, falls sie nicht mit besonderen Organanhängen, wie Flimmern, Sinneshaaren u. dergl. versehen sind, in der Thierwelt die denkbar einfachste physiologische Aufgabe, nämlich Körperflächen als schützender Ueberzug zu decken. Allerdings hat auch die Anpassung an diese einfache Funktion bei vielen Epithelien specielle Strukturumformungen hervorgerufen, wie z. B. Keratinisirung, Cuticularsäume u. a. m. Man trifft indessen auch viele Epithelien, denen alle Anpassungen fehlen, welche nur mit ihrem nackten Zellkörper ihrer Deckfunktion vorstehen. Unter diesen richtete ich meine Aufmerksamkeit auf einschichtige und dabei möglichst dünne und durchsichtige Epithelien.

Aber auch von ihnen konnte ich nicht alle gebrauchen. Ich wollte solche haben, welche sich in grösseren, isolirten Stücken leicht ablösen und ohne eingreifende Manipulationen zur Untersuchung weiter behandeln liessen. Derartige Epithelmembranen mussten dem Beobachter Hunderte und Tausende von gleichgebauten Zellen unter den denkbar günstigsten Untersuchungs-Bedingungen zum unmittelbaren Vergleiche neben einander liefern, sodass sich bequem Massenuntersuchungen an ihnen anstellen liessen.

Bei den Salpen fand ich in dem Körperepithel dieser wirbellosen Thiere eine solche einschichtige, äusserst günstige Zellformation. In einer im Archiv für Anatomie vor zwei Jahren erschienenen Abhandlung[1]) habe ich über die von mir daran erhobenen Befunde eingehend berichtet.

Nachdem ich ganz ähnliche celluläre Bauverhältnisse in den dünnen Epidermiszellen der Amphioxus-Larven gewisser Entwickelungsstadien erkannt hatte[2]), ging mein Bemühen dahin,

die umgebenden Gewebe auf ihren Wanderungen abgeben". P. Ehrlich und A. Lazarus, Ueber die Darstellung und Bedeutung der Zellgranula. In Nothnagel, Specielle Pathologie und Therapie 8. Bd.. Heft. 1. Citirt nach Flemming, Ergebnisse der Anatomie d unEntwicklungsgeschichte Bd. VII, p. 427.

1) Zur Kenntniss der Zellsphäre. Eine Zellenstudie am Salpenepithel. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1898.

2) Ueber Kernformen und Sphären in den Epidermiszellen der Amphioxuslarven. Anatomischer Anz. Bd. XIV, No. 15. 1898. p. 405.

auch bei erwachsenen Wirbelthieren, insbesondere bei den Säugethieren, eine den obigen Ansprüchen genügende Epithelmembran ausfindig zu machen, da ich die Vermuthung hegte, dass den von mir bei den Salpen beobachteten Strukturen eine allgemeinere Verbreitung zukommen würde.

Ich hatte nicht nöthig, lange zu suchen: schon bei meinen Arbeiten an der Hornhaut[1]) fand ich in dem dünnen Epithel der Membrana elastica posterior ein geeignetes Objekt.

Auf der XII. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Kiel konnte ich bereits eine Anzahl mikroskopischer Präparate von Säugethieren demonstriren[2]).

Inzwischen habe ich meine Untersuchungen auf zahlreiche Wirbelthiere, insbesondere Säugethiere, ausgedehnt. Dabei erwies sich das hintere Hornhautepithel als ein überaus günstiges und höchst interessantes Untersuchungsobjekt. Die, wie ich glaube, in vielfacher Beziehung für unsere Anschauung von der Organisation der Zelle nicht unwichtigen Befunde sollen in der vorliegenden Abhandlung geschildert werden.

Zuvor muss ich aber die

Untersuchungsmethoden

noch genauer besprechen.

Als Fixirungsmittel dienten vor Allem Sublimatlösungen, in einzelnen Fällen auch das dünne Flemming'sche und das Hermann'sche Gemisch. Ich benutzte concentrirte wässerige Sublimatlösung und sehr oft Eisessig-Sublimat (5 Theile Eisessig auf 100 Theile concentrirte wässerige Sublimatlösung). Die letztere Flüssigkeit hatte sich schon bei meinen Untersuchungen am Salpenepithel bewährt und leistete auch hier vorzügliche Dienste. Freilich hat man bei so zarten Elementen eine gute Fixirung nicht immer in der Hand. So beobachtete ich bisweilen an sonst gut fixirten Stücken stellenweise Quellungen vonKern und Protoplasma, die offenbar durch Reagenswirkungen entstanden waren. Auch Vakuolenbildungen in und zwischen den Zellen kamen, wenn auch selten, zur Beobachtung.

1) Zur Kenntniss der Hornhautzellen des Menschen und der Wirbelthiere. v. Gräfe's Arch. f. Ophthalmologie Bd. XLIX. 1899. p. 8.

2) Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der XII. Versammlung in Kiel vom 17.—20. April 1898. Vgl. auch meine „Notiz über Riesenkerne". Anatomischer Anzeiger XVII. Bd. No. 19. 1900.

In den Fixirungsflüssigkeiten verblieb das Material etwa 6 Stunden, um dann ohne Wasserspülung in von 30% bis 90% allmählich ansteigendem Alkohol gehärtet zu werden. Durch sorgfältige Behandlung mit Jodalkohol wurden die Sublimatniederschläge aus dem Gewebe entfernt.

Die Untersuchung des Epithels nahm ich an Schnitten durch die Cornea und an den isolirten Epithelhäuten vor.

Die Schnitte wurden mit dem Jung'schen Mikrotom von den in Paraffin von 55° Schmelzpunkt eingebetteten Hornhautstücken angefertigt und mit destillirtem Wasser aufgeklebt. Für meine Zwecke eigneten sich in erster Linie parallel der Hinterfläche der Hornhaut gelegte Tangentialschnitte, welche an ihrem Rande in wechselnder Breite einen Streifen von Epithel im Flächenbild zeigten, wenn die hintere Fläche der Cornea angeschnitten war.

Die Isolirung der Epithelhaut ist an bestimmte Cautelen geknüpft. Die dem frisch getödteten Tiere am Cornealrande herausgeschnittenen Hornhäute wurden sofort in Eisessigsublimatlösung gelegt. Nach fünf bis höchstens zehn Minuten suchte ich dann an der Hornhaut in der Flüssigkeit selbst mit einem feinen Platinmesserchen die Epithelhaut abzulösen, wobei die Hornhaut am besten etwas umgekrempt wurde. Die Umkrempung kann von vornherein auch in der Weise vorgenommen werden, dass man die Cornea auf eine Fingerkuppe mit der Hinterseite nach aussen aufstülpt und so in die Sublimatlösung eintaucht. Infolge der oberflächlichen Fixirung bewahrt dann die Cornea ihre Form, wenn man sie nach einigen Minuten von der Fingerkuppe abstreift. Von der jetzt konvex vorragenden Hinterfläche lässt sich das Epithel etwas bequemer ablösen. Der Prozess der Umkrempung ist für die Zellen ohne Bedeutung. Länger als angegeben darf man mit der Ablösung nicht warten, da sonst eine zu starke Erhärtung des Gewebes eintritt und die Epithelhaut dann der Membrana Descemeti zu fest anhaftet. Hat man den richtigen Zeitpunkt abgepasst, so lockert sich das Epithel als zartes Häutchen leicht und kann in mehr oder weniger grossen Stücken abgehoben werden, besonders wenn man mit einem feinen Marderpinsel etwas nachhilft.

Die Isolirung gelang mir in Eisessigsublimat, ferner in dem Flemming'schen und Hermann'schen Gemisch, nicht oder

nur unvollkommen dagegen in der konzentrirten Sublimatlösung ohne Essigsäurezusatz; der letztere scheint für die Lockerung des Epithels von Einfluss. Die Thiere verhalten sich übrigens hierbei verschieden. Während sich die Isolirung des Epithels bei der Katze und den grossen Schlachtthieren leicht bewerkstelligen liess, wollte sie mir bei Nagethieren (Kaninchen, Meerschweinchen) und dem Frosch nicht glücken. Auch löst sich das Epithel bei älteren Thieren leichter als bei ganz jungen.

Diese Methode der Isolirung bietet vor der obenerwähnten Schnittmethode sehr wesentliche Vortheile. Zunächst erhält man grössere, zusammenhängende Stücke der Epithelhaut, die sich je nach ihrer Grösse aus mehr oder weniger zahlreichen Zellen zusammensetzen; ein einziges Stück kann viele Tausende von Zellen nebeneinander enthalten. Sodann ist die Epithelhaut völlig isolirt, ohne dass ihr noch andere Bestandtheile anhaften. Irgend eine Störung des Zellbildes durch ein anderes Gewebe oder Verwechselungen mit einem solchen sind daher gänzlich ausgeschlossen. Hierdurch wird das Hornhautepithel ein noch günstigeres Objekt, als das von mir früher beschriebene Salpenepithel; denn das letztere sitzt, wenn es isolirt wird, einer sich mitablösenden Basalhaut auf, welche allerdings sehr dünn ist und die Untersuchung nicht stört. Als nicht unwesentlichen Vortheil dieser Methode möchte ich schliesslich noch ansehen, dass die Einbettung vollständig umgangen wird. Denn wenn man auch noch so vorsichtig und sorgfältig in Paraffin einbettet, so bedeutet diese Prozedur für so zarte Strukturen, wie z. B. die Zellsphäre, einen oft nicht günstig wirkenden Eingriff, wie mir ein Vergleich der eingebetteten Präparate mit den nicht eingebetteten des Oefteren gezeigt hat.

Bei dem angegebenen Verfahren sind die Garantien für die tadellose Fixirung und eine möglichst wenig eingreifende Präparation mithin die denkbar besten. Das dünne, oberflächliche Epithel wird beim Eintauchen in die Eisessigsublimatlösung sofort fixirt. Fast gleichzeitig damit oder doch kurz darauf vollzieht sich die Ablösung der Zellmembran, die sich so schonend wie nur irgend möglich ausführen lässt. Die Fixirungsflüssigkeit kann sodann bis zur vollständigen Fixirung von zwei Seiten möglichst schnell einwirken. Nach Härtung in Alkohol können die Präparate ohne weiteres gefärbt und eingeschlossen werden

und liefern Flächenbilder der Zellen von ausgezeichneter Transparenz und prächtiger Klarheit.

Zur Färbung benutzte ich, abgesehen von Versuchen mit verschiedenen hier wenig brauchbaren Anilinfarben, Alaunkarmin und die üblichen Hämatoxyline, vor allem aber das von M. Heidenhain ausgebildete Eisenhämatoxylin-Verfahren. Diese Tinction erwies sich mir auch hier als äusserst brauchbar, weil sie sich je nach dem Grade der Entfärbung auf das mannigfachste abstufen lässt und dadurch verschiedene, einander ergänzende Endresultate zu liefern im Stande ist. Allerdings kann man, trotz aller Uebung, die Entfärbung nicht sicher beherrschen und ihren Effekt mit Bestimmtheit in jedem einzelnen Falle nicht voraussehen; auch schlagen die Färbungen bisweilen aus nicht auffindbaren Gründen fehl. Hier muss es oft die Masse der Präparate bringen.

Untersucht wurde mit den Zeiss'schen Apochromaten, besonders mit den homogenen Immersionen 1,5 mm, Apert. 1,30 und 2 mm Apert. 1,40. Als Beleuchtungsquelle diente fast ausschliesslich konzentrirtes Auerlicht.

Meine Untersuchungen begann ich an der Cornea der Katze und dehnte sie sodann auf zahlreiche Wirbelthiere aus. Da sich hierbei merkwürdige Verschiedenheiten herausstellten, so ergab sich für mich die Nothwendigkeit, meine Arbeiten zunächst auf eine Thierspezies zu konzentriren. Ich wählte die Hauskatze, von welcher ich im Ganzen 53 Individuen aller Altersstufen untersuchte. Die nächstfolgenden Mittheilungen beziehen sich daher auf dieses Thier, sofern nicht ausdrücklich anderes hervorgehoben ist. Es sei hier schon bemerkt, dass das Geschlecht gleichalteriger Thiere derselben Spezies ohne Belang für das Hornhautepithel ist; ebenso ergab sich kein Unterschied zwischen rechtem und linkem Auge desselben Thieres.

A. Zusammensetzung des Epithels. Form und Bestandtheile seiner Epithelzellen.

Ueber das Epithel der Membrana elastica posterior des Säugethier-Auges ist wenig bekannt; es scheint bis jetzt sehr geringschätzig angesehen zu sein. Obwohl die Zahl der Arbeiten über die Hornhaut im gesunden und kranken Zustande fast Legion ist, hat man seine Aufmerksamkeit doch vorwiegend den

Zellen der Substantia propria und des vorderen Epithels zugewandt. In den Lehrbüchern und Specialarbeiten wird unser Epithel daher gewöhnlich nur ganz kurz mit wenigen Worten abgehandelt und als dünne, einschichtige Lage von einkernigen, sechs- bis mehreckigen Zellen beschrieben. Die Form der Kerne — hierauf mache ich besonders aufmerksam — wird stets als rund oder elliptisch angegeben [1]).

1) So heisst es über das Epithel der Descemet'schen Haut von Mensch und Säugethieren bei: Henle, Handbuch der systematischen Anatomie Bd. II, Eingeweidelehre. 1866, p. 607: „Das innere Epithelium der Cornea ist eine einfache Lage platter, polygonaler Zellen von 0,025 mm Durchmesser, deren Kerne, von der Fläche betrachtet, ziemlich genau kreisförmig sind und einen Durchmesser von 0,006 bis 0,008 mm haben.“ A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre 1867, V. Auflage, pg. 648: „Das Epithel ist eine Lage schöner, vieleckiger Zellen mit äusserst fein- und blasskörnigem Inhalt und rundem Kern.“ A. Rollett, Ueber die Hornhaut, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben Bd. II, 1872, pg. 1128: „Die polygonalen Zellen erscheinen abgeplattet und besitzen runde Kerne.“ Waldeyer, Mikroskopische Anatomie der Cornea, Sklera, Lider und Conjunctiva, in: Handbuch der gesammten Augenheilkunde, herausgegeben von Gräfe und Saemisch Bd. I, Theil 1, 1874: „Die grossen platten Zellen, von nahezu gleicher Grösse und Form, besitzen alle einen deutlich ausgeprägten, rundlichen oder elliptischen Kern; ein deutlich als solches anzusprechendes Kernkörperchen ist nicht immer vorhanden.“ E. Klein und E. Noble Smith, Atlas of Histology, London, 1880, pg. 345: „The posterior surface is covered with a single layer of polyhedral slightly flattened granular-looking endothelial cells, each with a single oval slightly flattened clear nucleus containing under some conditions a single or double nucleolus.“ Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre, 1884, pg. 590: „Das Endothel der Hornhaut besteht aus einer einschichtigen Lage abgeplatteter, regelmässig polygonaler Zellen mit flachrundlichen Kernen.“ Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane 1887, in: Lehrbuch der Anatomie des Menschen von C. E. Hoffmann Bd. II, Abth. III, pg. 162: „Die platten, polygonalen Zellen sind durch Kittsubstanz vereinigt; durch Behandlung mit Argentum nitricum lassen sich demnach ihre Grenzen in Form scharf gezeichneter, oft leicht wellig gebogener Linien markiren. Jede Zelle birgt einen meist central gelegenen, kugeligen oder elliptischen Kern, der mit der benachbarten centralen Zellsubstanz um ein Geringes weiter nach innen ragt, als die Randtheile der Zellen, sodass also der innere Contour der Endothelschicht an Durchschnitten keine glatte Linie bildet, sondern durch die zahlreichen Kernprominenzen leicht wellenförmig gestaltet wird. Nicht selten sind die Zellgrenzen undeutlich.“ Nur Preiss (Beobach-

Meine Untersuchungen ergaben mir nun hinsichtlich der Zusammensetzung des Epithels und der Form seiner Zellen Folgendes.

Das der Membrana elastica posterior anliegende Epithel stellt eine einfache Lage sehr dünner Zellen dar, welche auf einem senkrecht zur Oberfläche ausgeführten Durchschnitt von gleichmässiger Dicke erscheinen (vgl. Fig. 13 auf Taf. XI). Dass die Kerngegend in diesen Durchschnitten an der freien Fläche des Epithels vorragt, wie es von manchen Autoren angegeben wird, kann ich an gut fixirtem Material nicht finden; diese Erscheinung ist wohl nur auf eine ungenügende Fixirung zurückzuführen. Die Dicke der Epithelmembran ist eine sehr geringe und beträgt noch nicht ganz 2 μ bei älteren Thieren.

An den mit Sublimat fixirten, abgelösten und gefärbten Zellhäuten sind die Zellgrenzen gewöhnlich nicht zu sehen. Mit

---

tungen an der Membrana Descemetii, Virchow's Archiv für pathologische Anatomie Bd. 84, 1881) sagt, dass die Grundform der Kerne für den Menschen eine rundliche, für die von ihm untersuchten Thiere eine elliptische oder bohnenförmige ist, letztere namentlich für den Hammel." Auch Nuel und Cernil (De l'endothelium de la chambre antérieure de l'oeil, particulièrement de celui de la cornée, Archives de Biologie T. X. 1890) bezeichnen den Kern der Epithelzellen des Descemet'schen Epithels bei dem Kaninchen als „allongé, souvent incurvé un peu d'un côté." Preiss und die beiden zuletzt genannten Autoren erwähnen diese Beobachtung aber nur nebenher und legen ihr keine Bedeutung bei. Die von Preiss in seiner citirten Abhandlung von Säugethieren ausserdem noch beschriebenen unregelmässigen Kernformen, „deren Mannigfaltigkeit von Zahl und Art ausgetriebener Buckel oder Arme abhängig ist", sind in Folge mangelhafter Fixirung entstandene Kunstprodukte. Ebenso beruht die Behauptung von Preiss, dass „die Kerne unter einander und mit den Zellenzwischenräumen durch eine Menge von Fortsätzen verbunden sind", und „dass solche Kernverbindungen untereinander sehr zahlreich nachweisbar sind und dass sich auch Kerne benachbarter Zellenfelder miteinander verbinden" (l. c. pg. 356), auf einer irrthümlichen Deutung mangelhafter Färbungen. Preiss injicirte nämlich in die vordere Augenkammer Liquor ferri sesquichl. und nach 2 Stunden Ferrocyankalium-Lösung und liess die Niederschlagbildung im Auge selbst sich vollziehen. Ferner untersuchte Preiss die ausgeschnittene frische Hornhaut (ohne Fixirung) unter Zusatz von schwacher Carmin- und Hämatoxylinlösung. Dass bei dieser Behandlung alle möglichen Verunstaltungen des zarten Epithels eintraten, ist natürlich.

Argentum nitricum gelingt es indessen leicht, sie zur Darstellung zu bringen, wenn man ganz dünne Lösungen des Silbersalzes nimmt und damit die frische Cornea behandelt. In der Argentumnitricumlösung lassen sich auch kleinere Stücke der Epithelhaut abpräpariren. Fig. 1 auf Tafel IX zeigt ein derartig behandeltes, mit imprägnirten Kittlinien versehenes Präparat von der Fläche. Man erkennt, dass die Zellhaut sich aus einer Mosaik meist sechseckiger Zellplatten zusammensetzt. Ganz regelmässige Sechsecke sind seltener, die irregulären Formen herrschen vor. Ausserdem findet man häufiger Fünfecke und Vielecke mit etwas mehr als sechs Ecken, zuweilen auch Vierecke. In diesen versilberten Präparaten erscheinen die mit den Silberniederschlägen versehenen Grenzlinien auffällig breit und grobkörnig. Auch verlaufen die Grenzlinien besonders bei älteren Thieren nicht selten unregelmässig zackig.

In den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Sublimatpräparaten erhielt ich nach geringer Entfärbung der Stücke nur in vereinzelten Fällen Tinktionen der Kittlinien, die dann aber sehr klare Bilder gaben. Vgl. Fig. 9 auf Tafel X. Die Grenzlinien waren in diesen Präparaten meist feiner und schmaler als in den Silberbildern, stimmten in ihrem Verlaufe im Uebrigen aber mit den letzteren überein. Ausserdem kam es in den gefärbten Epithelhäuten hier und da vor, dass sich die Elemente ein wenig von einander gelockert hatten, sodass die Abgrenzung der Zellen von einander möglich wurde.

Eigentliche Schlusslinien habe ich an diesem Epithel bei den Säugethieren nicht beobachtet.

Von mehreren Autoren [1]) wird angegeben, dass die Epithel-

1) Waldeyer, Klein, Schwalbe u. A. Schwalbe sagt hierüber, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane 1887, pg. 162: „Es treten dann meist Vakuolen auf, die, von den Zellgrenzen ausgehend, auf das Innere des Zellkörpers übergreifen können. Dadurch werden die Zellen selbst in sternförmige Gebilde umgewandelt, die mittelst ihrer Fortsätze untereinander in Zusammenhang stehen. Es entsprechen diese Fortsätze Intercellularbrücken, wie sie anderwärts vielfach zwischen epithelialen Zellen sich finden, die breiten Kittstreifen durchziehend. Man hat diese sternförmigen Zellen auch wohl auf Contraktions-Erscheinungen bezogen; an eine aktive Contraktitität der Zellen ist aber dabei nicht zu denken.“ Vergl. auch Klebs, Das Epithel der hinteren Hornhautfläche. Centralblatt für die medizinischen

zellen der Membrana Descemeti oft durch grössere Intercellularräume von einander getrennt werden und eine sternförmige Gestalt besitzen; die Ausläufer dieser Sterne sollen unter sich in Verbindung stehen und ein Zellennetz bilden. An gut fixirtem Material von jungen und alten Thieren habe ich nun von einem derartigen Zellnetz nichts gesehen, die Zellen bilden stets eine zusammenhängende Membran. Vgl. die Flächenansichten der Epithelhäutchen auf den Tafeln IX—XI. Wohl aber fand ich bei nicht tadelloser Conservirung der Präparate in und zwischen den Zellen bisweilen Vakuolen, sodass die isolirten Membranstücke wie durchlöchert aussahen. Vergrösserten sich die Vakuolen, so wurde das Zellprotoplasma auf die Kerngegend und auf zahlreiche intercelluläre Stränge zusammengedrängt, welche letztere von der einen zur anderen Zelle gingen und zwischen sich die grossen Zwischenräume fassten; das Bild glich dann einem Zellnetz. Die Erscheinung ist aber nach meiner Erfahrung stets ein Kunstprodukt.

Diese Feststellung hat auch ein physiologisches Interesse. Wie Leber[1]) nachgewiesen hat, tritt bei defektem Epithel das

---

Wissenschaften 1864 No. 33; ferner Swaen, Des élements cellulaires et des canaux plasmatiques dans la cornée de la grenouille. Bulletin de l'Académie royale des sciences, 45 année, 2. ser., T. 42, No. 7, Bruxelles 1876; O. Preiss, Beobachtungen an der Membrana Descemetii. Ein Beitrag zur Kenntniss der Endothelien und ihrer Zwischenräume. Virchow's Archiv für pathologische Anatomie Bd. 84, 1881; Oeller, Beiträge zur pathologischen Anatomie der Hornhaut resp. der Membrana Descemeti. Beiträge zur Biologie. Festschrift für v. Bischoff, Stuttgart, 1882; Prenant, Sur la morphologie des Epithéliums. Espaces et ponts intercellulaires. Membrane épithéliale de Descemet. Journal de l'anatomie et de la physiologie, 22. année, 1886. Hierher gehören auch die kleinen Löcher, welche Ciaccio zwischen den Epithelzellen der Membrana Descemeti beschrieben und abgebildet hat (Ciaccio, Osservazioni intorno alla membrana del Descemet e al suo endotelio, con una descrizione anatomica dell' occhio della talpa europea. Memorie della Accademia delle science dell' Istituto di Bologna, T. V. 1874). Waldeyer hat übrigens schon in Betreff der Präformation dieser Lücken zwischen den Epithelzellen und der Sternform der letzteren Zweifel ausgesprochen. Handbuch der gesammten Augenheilkunde, herausgegeben von Gräfe und Saemisch Bd. I 1874: „Ob derartige Einrichtungen auch während des Lebens bestehen, bleibt noch fraglich, da ich solche Bilder an ganz frischen Präparaten nicht wahrnahm."

1) Vgl. Th. Leber, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse

Kammerwasser durch die Descemet'sche Haut und verursacht in dem Hornhautgewebe eine Quellung und Trübung. Die Erhaltung der Durchsichtigkeit der Cornea ist also an die Integrität des Epithels der Membrana elastica posterior gebunden. Bei dem Bestehen so grosser intercellulärer Lücken und einer so stark netzartigen Anordnung der Epithelzellen, wie es von manchen Autoren geschildert wird, dürfte das Epithel aber wohl kaum im Stande sein können, den Durchtritt des Kammerwassers durch die vitale Thätigkeit seines reducirten Protoplasmas zu verhindern.

Die freie, gegen den Kammerraum sehende Oberfläche der Zellen und der ganzen Zellhaut ist glatt, eben, auf senkrechten Durchschnitten geradlinig. Vgl. Fig. 13 auf Tafel XI. Die der Descemet'schen Haut angeheftete Seite erscheint dagegen an den isolirten Epithelhäuten ein wenig uneben, rauh. An ganz intensiv gefärbten Eisenhämatoxylin-Präparaten sieht man, dass sich hier zahlreiche, verschieden breite, ungleich grosse, sehr niedrige, unregelmässige Leisten vorfinden, welche fortsatzartig von einer Zelle auf die andere übergreifen. Doch ist es schwierig, an solchen Präparaten ein genaueres Bild der Leisten zu erhalten. Besser gelingt das an stärker entfärbten Präparaten. Hier entfärben sich zwar an den meisten Zellen die basalen Fortsätze sehr bald; doch bleiben nicht selten in manchen Stücken vereinzelte Zellen noch intensiv tingirt, aus welchen Gründen ist mir nicht ganz klar geworden. Meist sind es isolirt liegende Zellen, bisweilen befinden sich auch zwei oder mehrere zu kleinen Gruppen oder Streifen vereinigt beisammen. An ihnen sind auch die Basalleisten noch intensiv gefärbt und daher deutlich zu erkennen. Man sieht, wie von der vorderen, der Descemet-schen Haut zugewandten Fläche der Zelle kürzere oder längere, verzweigte oder unverzweigte Fortsätze auf die Nachbarzellen übergreifen. Die freien Enden dieser Fortsätze sind nicht selten leicht tröpfchenartig angeschwollen. Vermittelst dieser Leisten und Fortsätze sitzen die Epithelzellen der Membrana elastica posterior auf. Ohne Zweifel stellen sie die ersten Anfänge der an der Cornea der Vögel so äusserst reich ausgebildeten Radiärleisten dieser

---

vom Flüssigkeitswechsel des Auges. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. IV.

Zellen (siehe unten) dar. Diese Fortsätze sind bei Säugethieren übrigens schon von früheren Beobachtern gesehen worden, z. B. von von Ewetsky [1]), welcher auch richtig erkannte, dass die Fortsätze nur an der Unterfläche der Zellen vorhanden sind.

In Fig. 7 auf Tafel X sind 7 Epithelzellen dunkel gefärbt geblieben, sodass man die geschilderten Fortsätze deutlich sieht. Nicht selten reichen die Enden der Fortsätze in das Sphärengebiet (siehe unten) der Nachbarzellen hinein, dem sie oberflächlich aufliegen, selten lagern sie sich über Nachbarkerne. Da die leicht verdickten Enden der Fortsätze bei Anwendung der Eisenhämatoxylin-Methode bisweilen länger gefärbt bleiben, als das übrige Zellprotoplasma, so können sie, besonders im Sphärengebiet, zu Verwechselungen mit Zellstrukturen Veranlassung geben, wenn man nicht auf ihre oberflächliche Lage besonders achtet. Uebrigens sind diese Basalleisten so niedrig und dünn, dass man in senkrecht zu den Oberflächen ausgeführten Schnitten durch das Epithel kaum etwas davon sieht.

Eine jede Epithelzelle setzt sich nun zusammen aus:

1. dem Zellprotoplasma;
2. dem Zellkern;
3. der Zellsphäre;
4. den Centralkörpern.

Dazu kommen bei manchen Zellen noch

5. Krystalloide.

B. Die innere Organisation der Zelle.

1. Das Zellprotoplasma

bot nichts Besonderes; ich kann daher kurz darüber hinweggehen. In den tingirten Sublimatpräparaten machte das Morphoplasma [2]) den Eindruck eines äusserst feinfädigen, äusserst engmaschigen Netzgerüstes, dessen anscheinend feinkörnige Fadenzüge keine bestimmte Anordnung erkennen liessen. Vor Allem

1) v. Ewetsky, Ueber das Endothel der Membrana Descemeti In: Untersuchungen aus dem pathol. Institut in Zürich. III. Heft. 1875 pg. 90.

2) Siehe hierüber meine Abhandlung: Zur Kenntniss der Zellsphäre. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheil. Jahrgang 1898, pg. 140, Anmerk.

muss ich betonen, dass ich niemals eine radiäre Orientirung der Morphoplasmamasse auch nur in Andeutungen habe wahrnehmen können.

Die übrigen Zellbestandtheile dagegen boten mir wichtige neue Thatsachen dar, auf welche ich näher eingehen muss.

2. Zellkern.

In einer jeden Zelle unseres Epithels findet sich je ein Kern, welcher entsprechend der Dünnheit der Zelle stark abgeplattet ist; mehrkernige Zellen habe ich hier nicht angetroffen [1]), soweit sich das bei der meist bestehenden Undeutlichkeit der Zellgrenzen feststellen liess.

Der Kern besteht aus einem sehr dichten Chromatingerüst, welches von einer Kernmembran abgeschlossen wird; bei stärkerer Entfärbung des Chromatingerüstes bleiben bisweilen einige Stränge intensiver gefärbt als die übrigen. Auf eine bis ins Einzelne genaue Wiedergabe dieses Chromatingerüstes wurde übrigens in den Zeichnungen der Tafeln kein Gewicht gelegt.

Jeder Kern besitzt ein bis zwei, selten mehr (3—4), Kernkörperchen von etwas unregelmässiger Form, variabler Grösse und wechselnder Lage; bisweilen liegt ein Kernkörperchen der Kernmembran dicht an.

Schon in den ersten Präparaten, welche ich von der Katze anfertigte, fiel mir auf, dass die Form der Zellkerne des Epithels individuell sehr variirte; bei den einen Individuen waren sie insgesammt mehr rundlich, bei anderen mehr nierenförmig, bei wieder anderen dagegen sichel- oder hufeisenförmig. Ich vermuthete bald, dass diese auffälligen individuellen Formunterschiede auf Altersdifferenzen der Thiere beruhten. Ich unternahm es daher, systematisch auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen auszuführen. Leider war es mir nicht möglich, Auffütterungsversuche anzustellen, welche die sichersten Resultate ergeben hätten. Ich war darauf angewiesen, möglichst viele Katzen aufzukaufen. Dabei musste ich mich in Betreff des Alters der Thiere auf die Angaben der Leute verlassen, welche mir die Katzen verkauften. Wenn auch diese Angaben in den meisten Fällen wahrheitsgetreu gewesen sein mögen, so besitzen

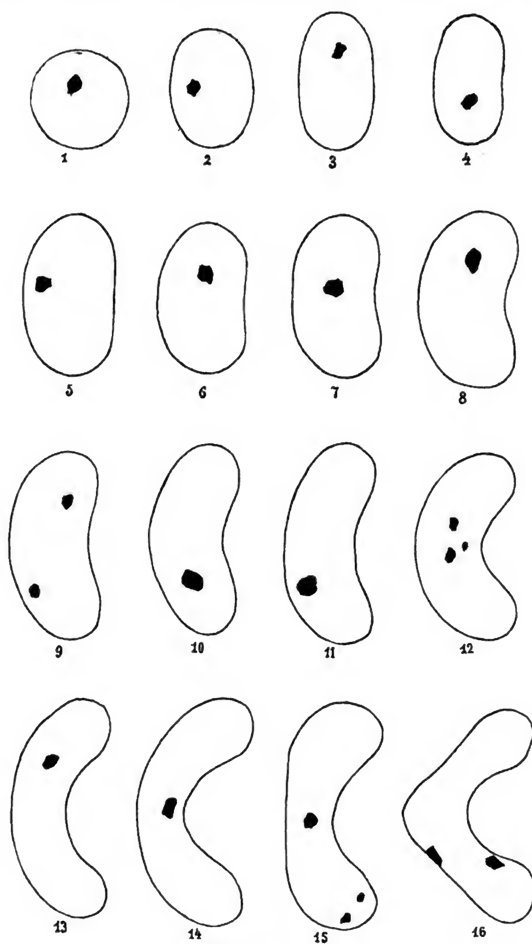
1) Zwischen den Zellen der abgelösten normalen Epithelhäute wurden in einigen Fällen sehr vereinzelte Wanderzellen gefunden.

sie doch nicht den Grad der Zuverlässigkeit, um mich sicher darauf verlassen zu können. Die Daten, welche ich über das Alter der von mir untersuchten Thiere gebe, vermögen daher nicht den Anspruch zu machen, wie ich ausdrücklich hervorhebe, absolut genau zu sein. Bei der grossen Zahl der von mir untersuchten Thiere dürften sie aber im Allgemeinen zutreffen. Im Ganzen untersuchte ich 31 in der Mehrzahl jüngere Katzen, deren Alter mir von ihren früheren Besitzern angegeben worden war; von den übrigen Thieren (siehe pg. 236) war mir das Alter nicht bekannt.

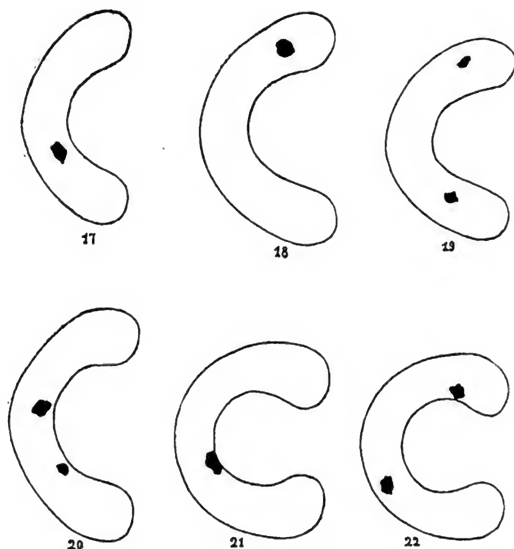
Im Allgemeinen gekennzeichnet, bestehen die Altersveränderungen der Kerne darin, dass die Kerne aus der rundlichen oder elliptischen Form, die sie bei ganz jungen Thieren haben, allmählich in die Nieren-, Sichel- und Hufeisenform übergehen; die letztere kommt nur bei ganz alten Thieren zur Beobachtung und ist oft so symmetrisch ausgebildet, wie ich sie schöner auch nicht im Salpenepithel angetroffen habe. Dabei befinden sich in den beiden Hornhäuten eines Thieres fast alle Epithelkerne gleichzeitig in ziemlich demselben Umbildungsstadium. Mit dem Alter nimmt auch die Grösse der Kerne zu. Da ferner die Zellen selbst mit zunehmendem Alter der Fläche nach wachsen, so rücken gleichzeitig die Kerne weiter von einander ab; bei jungen Individuen stehen sie daher wesentlich dichter, als bei alten.

Die Textfiguren 1—22 geben eine allgemeine Charakteristik der mit fortschreitendem Wachsthum auftretenden Formveränderungen der Kerne. Alle diese Figuren sind genau in demselben Grössenverhältniss gezeichnet. Die Kerne wurden mit Winkel's homogener Immersion $^1/_{24}$ bei ausgezogenem Tubus mit Winkel's Mikrometerocular Nr. 2 gemessen; jeder Theilstrich des Mikrometers ist in den Zeichnungen sodann gleich 2 Millimeter gesetzt.

Fig. 1—4 stammen von 2—3 Monate alten Kätzchen. Die Kerne sind hier etwas länglich, elliptisch, mit breit abgerundeten Enden, seltener annähernd kreisrund. Nur selten ist der Beginn der Nierenform schon dadurch angedeutet, dass die eine Längsseite mehr gerade geworden ist (Fig. 4). Die Länge der Kerne beträgt in diesem Stadium 0,009—0,0117 mm, ihre grösste Breite 0,0063—0,0072; bei den kreisrunden Formen besitzt der Durchmesser eine Länge von 0,0081—0,009 mm.



Textfiguren 1—16.



Textfiguren 17—22.

Bei 4—5 Monate alten Katzen (Textfigur 5—7) sind die Kerne schon grösser geworden, im Durchschnitt 0,0135—0,0144 mm lang und 0,0081—0,0086 mm breit. Die länglichen Kerne fangen an, nierenförmig zu werden, indem die eine Längsseite sich abflacht und eine hilusartige Einkerbung erhält. Die letztere ist aber in diesem Stadium erst bei wenigen Kernen so ausgesprochen wie in Fig. 7.

Bei etwas älteren (etwa 6—7 Monate alten) Thieren ist die ausgeprägte Nierenform der Kerne vorherrschend (Textfigur 8). Der Hilus ist sehr deutlich, der entgegengesetzte Rand etwas mehr konvex, die beiden Enden sind breit abgerundet.

Im Alter von 1—2 Jahren haben sich die Kerne noch mehr in die Länge gestreckt und sind im Durchschnitt 0,0162 bis 0,0171 mm lang und 0,008—0,009 mm breit (die Breite zwischen den nach beiden Seiten am weitesten vorspringenden

Punkten gemessen (Textfigur 9—12). Die bei vielen Kernen noch sehr ausgesprochene, mit grossem Hilus versehene Nierenform erhält bei anderen ein mehr würstchenartiges Aussehen. Eine so starke Biegung mit so tiefer Concavität, wie in Textfigur 12, tritt jedoch erst vereinzelt auf. Die abgerundeten Enden dieser Würstchen (Textfigur 11 u. 12) sind anfangs noch ebenso breit als die durch die entstehende grosse Konkavität eingedrückte Kernmitte.

Je älter die Katzen werden, um so mehr vergrössert sich nun die Kernkonkavität, sodass sich die Kernenden mehr umbiegen und die Gebilde aus der Würstchenform in eine ausgesprochene Halbmondform übergehen. Dabei tritt besonders in der Mitte eine Verschmälerung des Kernes ein, während die abgerundeten Kernenden anfangen sich zu verdicken; die Verdickungen sind nicht selten ungleich. Fig. 13 und Fig. 14 zeigen von etwa 3- bis 4 jährigen Katzen diese Umwandlung. In diesem Stadium beobachtet man hier und da auch etwas aberrante Formen, wie z. B. in Textfigur 15 einen mehr hantelförmigen und in Textfigur 16 einen mehr dreieckigen Kern. Hantelformen können stellenweise häufiger werden. Aber auch allen diesen pflegt die grosse Kernkonkavität eigenthümlich zu sein. Die Länge des Kerns hat bis 0,0189—0,0198 mm zugenommen, während seine Breite sich verringert und in der Mitte der Kernsichel ca. 0,0045 mm beträgt.

Die Textfiguren 17—19 stellen die vorherrschenden Kernformen von noch älteren Katzen (etwa 5—6 Jahre) dar. Man sieht, die Kernkonkavität hat sich noch vergrössert, sodass sehr zierliche, meist regelmässige Möndchen vorliegen, die sich schon der Hufeisenform (Fig. 19) nähern können.

Fig. 20—22 zeigen bei noch älteren, über 7 Jahre alten Katzen schliesslich das von mir beobachtete Endstadium der Kernumformung. Die Kernkonkavität ist sehr gross geworden, während die abgerundeten Enden angeschwollen erscheinen. Hierdurch und besonders durch eine Annäherung der Kernenden erhalten die Kerne das Aussehen oft ganz regelmässiger, zierlicher Hufeisen. In Folge der starken Biegung des sonst langgestreckten Kerns ist auch die Länge des Kerns, von Ende zu Ende quer durch den Eingang zur Konkavität gemessen, auf 0,0153—0,0162 mm zurückgegangen, auch die Breite des mitt-

leren Theils der Hufeisen hat sich auf 0,0036 mm verringert. Eine leichte Asymmetrie der Hufeisen wird oft durch geringe Einschnürungen oder auch ungleichmässige Verdickungen der Enden hervorgerufen.

Die Kernenden können sich in seltenen Fällen noch mehr, als in Figur 21 und 22 angegeben, einander annähern, zu einem förmlichen Zusammenschluss und zu einer Bildung von echten Ringkernen[1]), wie sie im Salpenepithel häufiger von mir beobachtet wurden, kommt es aber in dem hinteren Hornhautepithel niemals. Ringförmige Kerne habe ich in unserem Epithel nur sehr wenige Male (im Ganzen etwa 8 mal) bei alten Katzen gefunden. Es lagen hier aber nicht eigentliche Ringkerne vor, da die Enden sich nur berührten oder sich auch über einander geschoben hatten, aber nicht zusammengeflossen waren. Auch war ihre Entstehung auf die besonderen Umstände zurückzuführen, dass die betreffenden, sie enthaltenden Zellen von den Nachbarzellen gewissermaassen eingeengt und zusammengepresst wurden Diese Zellen waren daher auch nur klein, während ihr Kern sich um die Sphäre (siehe unten) herumgelegt hatte. Es handelte sich dabei um echte Epithelzellen und nicht etwa um Wanderzellen. Dieses völlige Fehlen regulärer Ringkerne hat mich an diesem Epithel im Vergleich mit meinen Befunden an den Epithelzellen der Salpen und Amphioxuslarven etwas überrascht.

Dafür boten diese mit tiefen Sicheln und Hufeisen versehenen Epithelmembranen alter Katzen aber eine um so merkwürdigere Kernform dar. Ich fand nämlich, dass die Kernkonkavität sich an manchen Kernen stark verkleinerte, sodass die Hufeisenschenkel gewissermassen zusammenklappten. Dafür bildete sich an der entgegengesetzten, ursprünglich konvexen Seite des Kerns eine zweite neue Konkavität aus, die zunahm, sodass ganz ausgesprochene S-Formen der Kerne entstanden. Aus diesen S-Formen gingen dann allmählich wieder Kernsicheln hervor. Je älter die Thiere, um so häufiger werden die S-Formen beobachtet. Diese merkwürdigen Kernformen bieten mit Bezug auf die sie verursachende Zellsphäre ein hohes Interesse. Ich werde daher bei Besprechung der Zellsphäre (siehe unten) noch

1) Vgl. E. Ballowitz, Ueber Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. Biologisches Centralblatt Bd. XVIII, No. 8. 1898.

näher darauf eingehen und dort auch eine Anzahl von Abbildungen geben. (Vgl. die Textfiguren 23—43 auf Seite 263.)

Aus dem Geschilderten geht hervor, dass die Flächenansichten der Epithelhaut von jungen und alten Thieren sehr verschiedenartige Bilder geben müssen, wie ein Vergleich der Abbildungen auf Tafel IX—XI am besten zeigt. Der Unterschied ist in der That frappirend, sodass Jemand, dem die Präparate ohne Erklärung vorgelegt würden, wohl zu der Ansicht kommen könnte, ganz verschiedene Epithelformationen vor sich zu haben. Auf Grund der charakteristischen Epithelbilder würde man, glaube ich, wohl im Stande sein, das Alter der Thiere ziemlich sicher zu bestimmen, gleiche Ernährungs- und Wachsthumsverhältnisse der Thiere vorausgesetzt; die letzteren spielen jedenfalls, wenigstens in der ersten Zeit, eine wesentliche Rolle.

Die Flächenansichten der Tafeln illustriren auch sehr instruktiv, dass sich nahezu alle Kerne des Epithels eines Thieres, wie oben schon angedeutet, ziemlich in den gleichen Umbildungsphasen befinden. Nur höchst selten kommt es vor, dass in Epithelhäuten mit ausgesprochenen Sicheln ein dann ganz vereinzelter Kern noch elliptisch und ohne Konkavität geblieben ist.

Fig. 2 der Tafel IX stammt von einem 3—4 Monate alten Kätzchen. Die Kerne sind zum grösten Theil elliptisch, einige auch von rundlicher Begrenzung. Der Hilus ist nur erst bei wenigen angedeutet.

Fig. 4 der Tafel IX und Fig. 6 und 7 der Tafel X wurden von etwa $^1/_2$—$^3/_4$ jährigen Katzen entnommen. Die Nierenform ist bei fast allen gut ausgeprägt; nur wenige Kerne sind noch kreisrund oder elliptisch geblieben und haben sich noch nicht verändert.

In Fig. 5 der Tafel IX vollzieht sich die Umwandlung der Nierenform in die Würstchenform (etwa 1 bis $1^1/_2$ Jahr altes Thier).

In Fig. 8 Taf. X (2—3 Jahre alte Katze) ist die Würstchenform der Kerne ausmodellirt, die in Fig. 9 der Tafel X (etwa 3—4 Jahre alte Katze) durch Umbiegung der Enden halbmondförmig wird.

In dem älteren Stadium der Fig. 10 der Taf. X (etwa 5—6 Jahre) sind die Halbmonde durch Verdickung der Enden und

Verdünnung der Kernmitte etwas modificirt und etwas unregelmässig geworden.

Fig. 11 auf Tafel XI ist nach einem Schnittpräparat durch die Hornhaut einer sehr alten Katze (über 7 Jahre alt) gezeichnet und zeigt sehr schöne Hufeisen.

Auf den durch die Tafelfiguren 8—10 dargestellten Altersstufen, sowie in den ganz frühen Stadien ist das Muster der Kernmosaik am eintönigsten und gleichmässigsten. Auch die nur spärlichen Hanteln und mehr dreieckigen oder etwas unregelmässigen Formen vermögen keine Abwechselung in das Bild hineinzutragen. Am buntesten wird das Muster, wenn sich die Nierenformen in die Kernwürstchen umwandeln (Fig. 5 der Tafel IX), und dann ganz im Alter durch das Auftreten der merkwürdigen S-formen (Fig. 11 auf Tafel XI).

Aus den erläuterten Flächenbildern der Tafeln ergiebt sich schon bei oberflächlicher Betrachtung, dass Stellung und Richtung der Kernsicheln bei der Katze eine ziemlich regellose ist. Wenn man bei ganz schwacher Vergrösserung grosse isolirte Membranstücke untersucht, so sieht man zwar, dass nicht selten manche Kerne mehr reihenweise angeordnet sind und ihre Konkavität nach derselben Seite richten. Andere erscheinen gruppenweise um einen Mittelpunkt derart koncentrisch gelagert, dass sie mit ihrer Konkavität dem Mittelpunkt zu- oder abgewandt sind. Derartige kleine Richtungscentren treten oft häufiger auf und stossen nicht selten aneinander. Wieder andere Kerne können sich mehr in bogenförmigen Reihen anordnen. Die meisten liegen indessen mit ihren Konkavitäten nach den verschiedensten Seiten hin gerichtet regellos durcheinander, sodass ich glaube, dass die mehr regelmässigen Anordnungen auch nur zufällige und bedeutungslose sind. Nicht selten liegen die Kerne so dicht aneinander, dass sie sich mit ihren Enden oder konvexen Rändern zu berühren scheinen; bei stärkerer Vergrösserung sieht man aber, dass immer noch ein kleiner Raum dazwischen frei bleibt. So gut wie niemals ragt indessen das Kernende eines Kerns in die Kernkonkavität einer Nachbarzelle hinein; wie wir sehen werden, hat das seinen Grund darin, dass die Kernkonkavität eingenommen wird von der noch zu besprechenden Zellsphäre.

Diese Stellungsverhältnisse der Kerne habe ich deswegen genauer untersucht, weil ich daran dachte, dass sie in Beziehung

stehen könnten zu der gewölbten Form der Corneahinterfläche und zu dadurch bedingten mechanischen Momenten. Eine sichere Entscheidung darüber ist allerdings an den isolirten Epithelstücken schwer zu treffen. Indessen habe ich keinen Anhalt dafür gewinnen können, dass bei der Katze derartige Beziehungen vorliegen und die Stellungen der Kernsicheln an der Hornhautwölbung eine gesetzmässige, etwa in radiärer oder cirkulärer Richtung, wäre. Bei anderen Thieren scheinen solche Beziehungen zu bestehen, worauf ich unten noch zurückkommen werde. Für die Katze lässt sich nur sagen, dass bei der Dünnheit der Zellen die Kernplatten und ihre Konkavitäten in der Ebene der Zellplatten und damit parallel der Hinterfläche der Hornhaut, resp. der Membrana elastica posterior gelegen sind.

Mit Obigem sind die merkwürdigen Dinge, welche in unserem Epithel schon allein die Kerne darbieten, noch nicht erschöpft. Besonderes Interesse beansprucht auch noch die Kernseite, an welcher sich die Konkavität ausbildet. Schon bei ganz schwachen Vergrösserungen (Fig. 7 auf Tafel X, Eisenhämatoxylin-Färbung) nimmt man in Präparaten besonders von 2—4 Monate alten Thieren, aber auch noch bei weit älteren, ein eigenthümlich fleckiges Aussehen der Kerne wahr. Fast jeder Kern besitzt einen verschieden grossen, hellen Fleck, welcher besonders in mit Eisenhämatoxylin behandelten Präparaten auffällig wird. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig 2 und 5 auf Tafel IX) stellt man fest, dass der helle Fleck sich an der einen Längsseite der mehr länglichen Kerne befindet; nur sehr selten ist er dem einen Kernende genähert. Auch den mehr kreisrunden Kernen fehlt er nicht. Im Allgemeinen besitzt er eine halbmond- bis halbkreisförmige, etwas unregelmässige Begrenzung und ragt vom Rande her verschieden weit gegen das Kerninnere vor; nicht selten reicht er bis zur Kernmitte, ja über dieselbe hinaus. Nur äusserst selten gehört bei der Katze der helle Fleck ganz der Kernmitte an, sodass der Kernrand mehr davon frei bleibt. Mit der Zunahme der Kernkonkavität verkleinert er sich. Aber auch bei ausgesprochener Nierenform, ja selbst an den Kernwürstchen und -Sicheln, lässt sich sehr oft noch in dem konkaven Kernrande eine schmale helle Zone konstatiren (vgl. Fig. 5 auf Tafel IX).

Dieser helle Kernfleck wird durch eine Kernverdünnung

bedingt. Bei Untersuchung des Flächenbildes mit starken Systemen lässt sich feststellen, dass alle Kerne entsprechend dem hellen Fleck auf der einen Seite vertieft und dadurch verdünnt sind. Unter Ausnutzung der Mikrometerschraube sieht man, dass der Rand, welcher die helle Kernstelle begrenzt, häufig unregelmässig ausgezackt, wie ausgenagt, erscheint und sich von der vertieften Stelle scharf absetzt. An anderen Stellen, nicht selten an demselben Kern, flacht sich der dickere Theil des Kerns am Rande der Kernverdünnung gegen diese ganz allmählich ab (vgl. Fig. 2 u. 5).

Schliesslich schreitet die Verdünnung des Kerns so weit fort, dass im Bereiche der hellen Stelle Defekte der Kernsubstanz eintreten. Man nimmt zuerst ein bis mehrere, nicht selten zahlreiche kleine Löcher wahr, welche zusammenfliessen können. Aus der anfänglichen Kernfensterung entstehen dann grössere Defekte, welche sich am freien Rande des Kernes öffnen können. Vgl. Fig. 2 an drei Kernen. Diese Arrosionen finden sich mehr oder weniger auch noch an den Nierenkernen und den Wurstformen, spärlicher an den Sicheln. Vgl. Fig. 8 auf Taf. X unten links. Ihr Vorkommen ist individuell sehr verschieden. Während sie bei manchen Individuen nur sehr spärlich sind, werden sie bei anderen äusserst zahlreich gefunden, sodass sie stellenweise fast keinem Kern fehlen. Dabei können sie an einem Kern einen so grossen Umfang annehmen, dass man lebhaft an den Raupenfrass der Baumblätter erinnert wird. Die Arrosion und Verdünnung des Kerns schreiten aber niemals soweit fort, dass ein Kern ganz in 2 oder mehr Teile zerfiele; stets bleibt auch an den tiefhantelförmig verdünnten Kernen noch eine schmale Brücke bestehen (Fig. 33 auf Tafel XI), sodass von einem an amitotische Vorgänge erinnernden Zerfall der Kerne keine Rede sein kann.

Wodurch werden nun diese merkwürdigen Umformungen der Kerne verursacht? Welche Faktoren rufen die auffällige Verdünnung des Kerns und die Arrosion seiner Substanz hervor?

3. Zellsphäre.

Die geschilderten Kernveränderungen werden bedingt durch ein grosses eigenthümlich, strukturirtes Organ, das ich als „Zellsphäre“ bezeichnen will, aus welchen Gründen, werden die folgenden Ausführungen ergeben.

Dieses Organ fehlt keiner Zelle. In jeder Zelle habe ich

stets aber nur je eines angetroffen (vgl. unten das über die S-Formen der Kerne Gesagte).

Seine Lage ist immer die Mitte der Zelle, zwar sehr oft nicht derart, dass die Mitte des Organs genau zusammenfällt mit der Zellmitte; indessen kommt die Letztere doch stets in den Bereich der Zellsphäre zu liegen. Das lässt sich an diesen dünnen, meist sechseckigen Zellplatten leicht feststellen, wenn Zellsphäre und Zellgrenzen gleichzeitig zur Darstellung gekommen sind. Vgl. Fig. 9 auf Tafel X und Fig. 14—27 auf Tafel XI.

Nächst ihrer centralen Lage ist es die Grösse der Zellsphäre, welche in diesen Zellen in hohem Grade bemerkbar wird. Schon bei ganz schwachen Vergrösserungen (vgl. Fig. 4 auf Tafel IX, Fig. 6 u. 10 auf Tafel X) ist das Organ in gut gefärbten Präparaten im Bereich einer jeden Zelle und ihres Zellkerns sehr deutlich. In mit Eisenhämatoxylin tingirten Epithelstücken (Fig. 4 u. 10) erscheint es als dunkler Körper, in einfach mit Ehrlich'schem oder Delafield'schem Hämatoxylin gefärbten dagegen als undeutlich begrenzter heller Fleck. Es ist merkwürdig, dass diese auffällige Erscheinung, ebenso wie die so mannigfachen Kernformen, an einem so viel untersuchten Objekt bis jetzt völlig übersehen worden sind. Allerdings darf die Färbung mit dem gewöhnlichen Hämatoxylin nicht zu schwach und auch nicht zu intensiv sein, sonst erhält man den hellen Fleck nicht deutlich.

Die Messung ergab einen längsten Durchmesser der Sphäre von im Durchschnitt 0,0072—0,009 mm; das geringste Ausmaass betrug 0,0045 mm. Wenn man hiermit die Grösse der dünnen Zellen selbst vergleicht, die im Durchschnitt (am Epithel mit würstchenförmigem Kern) einen Durchmesser von 0,0162—0,018 mm zeigen, so beträgt dass Ausmaass der Sphären zwischen $^1/_3$ und $^1/_2$ des Zelldurchmessers, ja nicht selten über die Hälfte des letzteren. Bei den (nierenförmigen) Kernen erreichte oder übertraf die Sphäre gewöhnlich die Hälfte des Längsdurchmessers der Kerne. Wir erhalten demnach für diese Sphären noch grössere Verhältnisszahlen, als bei dem Salpenepithel, bei welchem die Sphärengrösse zwischen $^1/_4$ und $^1/_3$ des Zelldurchmessers lag. Wir können hier also mit noch mehr Recht, als bei den Salpen, von einer „Riesensphäre" sprechen.

1) Eine mit Bezug auf den Kern ähnlich grosse Sphäre hat

Untersucht man die äussere Form des Gebildes, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass die Sphäre bei der excessiven Dünnheit der Zelle selbst stark abgeplattet ist und eine dünne Scheibe darstellt.

Die Begrenzung dieser Scheibe ist häufig kreisförmig, noch viel häufiger aber unregelmässig, entweder länglich oder dreieckig oder mehr oder weniger irregulär vieleckig. Ganz besonders fällt auf, dass der Rand des Organs nur selten glatt ist, sondern gewöhnlich kleine oder grössere Vorsprünge, Zacken oder ausgezogene Ecken aufweist. Vgl. Fig. 5 auf Tafel IX, Fig. 8 auf Tafel X und Fig. 14—27 auf Tafel XI.

Diese Unregelmässigkeiten der Form erklären sich durch die bis jetzt einzig dastehende Struktur dieser Sphäre.

Der Nachweis ihrer Struktur ist mir an mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain behandelten isolirten Epithelhäuten in ausgezeichneter Weise gelungen. Die Schnittpräparate von dem eingebetteten Material gaben mir nicht so prächtig klare Bilder, sodass ich an ihnen wohl nicht so weit gekommen wäre, als an den isolirten, nicht eingebetteten Membranen.

Die Darstellung der Sphärenstruktur dieses Epithels nach der Eisenhämatoxylin-Methode ist an bestimmte Kautelen geknüpft. Bei ganz intensiver Färbung nach nur sehr kurzer Entfärbung sieht man zwar die Zellsphäre fast immer deutlich als dunklen Körper, an welchem sich mit starken Systemen auch schon vereinzelte, mit einander in Verbindung stehende Stränge erkennen lassen. Das ist z. B. auch noch der Fall in den spärlichen, intensiv tingirt bleibenden Zellen stark entfärbter Membranen, wie ein Blick auf die oben erläuterte Fig. 7 der Tafel X zeigt; auch hier ist in einer jeden dunklen Zelle die Zellsphäre neben dem Kern meist gut sichtbar. Das Strukturbild ist aber wegen zu intensiver Färbung noch nicht klar genug.

Calkins neuerdings bei Noctiluca miliaris gefunden. Hier befindet sich neben dem Kern eine dichtere Cytoplasmamasse, oft ebenso gross oder selbst grösser als der Kern, welche auf Grund ihres Verhaltens bei der Zelltheilung als Sphäre bezeichnet werden muss. Calkins, Mitosis in Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Privately printed 1898. Citirt nach Meves, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. VIII pag. 450.

Entfärbt man nun vorsichtig weiter, so tritt die Struktur bald sehr scharf und deutlich hervor, sofern auch das Protoplasma sich etwas mehr entfärbt hat. (Fig. 5, 8, 14—27.) In diesem Stadium sind die Centralkörper noch nicht oder nur undeutlich zu erkennen, sie werden noch durch die Sphärenstruktur verdeckt. Entfärbt man die Präparate nun noch weiter, so verblasst sehr bald die Sphärenstruktur. Die Sphäre erscheint dann nur noch als dunklere, sich vom Protoplasma etwas abhebende Stelle. Vgl. Fig. 9 auf Tafel X und Fig. 11 auf Tafel XI. Nun kommen auch die Centralkörper scharf und tief schwarz tingirt heraus und zwar um so mehr, je weiter die Sphäre abblasst. Dabei können die Zellkerne noch sehr dunkel gefärbt bleiben. Sehr bald ist dann von der Sphäre gar nichts mehr zu sehen, während die Centralkörper scharf hervorspringen. Das ist z. B. in Fig. 2 auf Taf. IX eingetreten. Hier ist die Sphäre nur noch in sechs Zellen in Andeutungen zu erkennen, während sie in den übrigen bis zur völligen Unsichtbarkeit entfärbt wurde. Leider hat man bei dieser Reduktionsfärbung die Erzielung eines bestimmten Endeffektes nicht immer in seiner Gewalt. Eine gute Färbung bestimmter Strukturen ist daher oft mehr Glückssache, so dass man gezwungen ist, möglichst zahlreiche Präparate anzufertigen. Auch ist es gut, den Entfärbungsprozess einige Male zu unterbrechen und die Präparate probeweise zu untersuchen. Indessen findet man in grösseren Epithelstücken bei Innehaltung der erwähnten Kautelen, bei nicht zu starker Entfärbung, immer Stellen, an welchen die zu besprechenden Strukturen auf das deutlichste festgestellt werden können. Sehr günstig sind solche Präparate, in denen der eine Theil einer Epithelmembran noch intensiv gefärbt geblieben ist, während sich von hier aus die Entfärbung nach dem anderen Theil der Haut allmählich abstuft; in einer bestimmten Zone findet man dann die schönsten Sphärenbilder. Die Epithelstücke habe ich gewöhnlich nach längerer Beize 24 Stunden in der Hämatoxylinlösung gelassen, dann entfärbt und bis 24 Stunden in Brunnenwasser gespült. Eine Nachfärbung mit Eosin kam des öfteren zur Anwendung.

Am sichersten und leichtesten gelingt in diesen Zellen vermittelst der Eisenhämatoxylin-Methode der Nachweis der Centralkörper, demnächst die Darstellung der Sphärenstruktur. Eine scharfe Färbung der Zellgrenzen mit dieser Methode scheint da-

gegen von besonderen Umständen abzuhängen und ist mir bei der Katze nur in wenigen Epithelstücken geglückt.

Ist die Tinktion gelungen, so sieht man, dass die Sphäre von einem Gerüst von Fäden und Strängen gebildet wird, welche sich sehr deutlich und scharf von der Umgebung absetzen. Man erhält Sphärenbilder, wie in Fig. 5 der Tafel IX und Fig. 8 der Tafel X (Epithelhäute) und den Figuren 14—27 der Tafel XI (isolirte Zellen), welche genau nach den Präparaten bei starker Vergrösserung gezeichnet sind. Die Fäden und Stränge erscheinen von ungleicher Dicke und besonders bei intensiverer Färbung uneben, wie mit gröberen, etwas ungleichen, körnerartigen, hinter einander befindlichen Einlagerungen versehen. Bei weiter gehender Entfärbung gewinnen sie ein mehr glattes Aussehen. Häufig treten in ihrem Verlaufe Verbreiterungen und kleine plattenartige Verdickungen auf. In gelungenen Präparaten lassen sich die Fadenzüge in den Sphären auf grössere Strecken optisch sehr genau verfolgen. Nur selten verlaufen sie mehr geradlinig und dies auch nur auf kurze Strecken. Ihr Verlauf ist vielmehr sehr ausgesprochen gewunden und unregelmässig hin und her gebogen, nicht selten auch winkelig umgeknickt, sodass scharf hervortretende Ecken entstehen. Besonders durch den letzteren Umstand wird die unregelmässige Form und die geschilderte, mit Vorsprüngen versehene Begrenzung der ganzen Sphäre hervorgerufen.

Wenn man nun die einzelnen Fadenzüge bei stärkerer Vergrösserung verfolgt, so stellt man sehr bald auf das deutlichste fest, dass sie sich verzweigen und dass sich diese Verzweigungen unter einander verbinden. Hierdurch entsteht ein Maschen- oder Gitterwerk, dessen Maschen sehr ungleich gross sind. Meist sind sie weit und locker, bisweilen aber auch recht eng. Hierdurch wird ein Gerüst geschaffen, welches ich wohl am treffendsten als lockeren Faserkorb oder als Korbgerüst bezeichnen kann. Da nun, wie oben hervorgehoben, die Sphären in Folge der Dünnheit der Zellen stark abgeplattet sind, so muss in der Sphäre das obere Gittergerüst dem unteren dicht benachbart sein. In der That gelingt es bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube meist ganz gut, die obere Korbplatte von der unteren optisch abzugrenzen. In den Zeichnungen ist das nicht gut wiederzugeben und in einzelnen Sphärenbildern nur dadurch angedeutet, dass die mehr nach oben gelegenen Züge etwas

dunkler angegeben wurden. Zwischen den beiden Lagen scheint ein wenn auch nur spärlicher Austausch von Kommunikationsfäden zu bestehen, da man bisweilen die optischen Querschnitte von Fasersträngen als rundliche Punkte erhält. Manchmal sind die Fadenzüge mehr verschlungen und bilden deutliche Schleifen, sodass die Sphärenstrukturen mehr einen Knäuelcharakter annehmen. In vereinzelten Fällen (vgl. Fig. 25 und besonders Fig. 22 der Tafel XI) ist das so ausgesprochen, dass man förmlich an ein Kernspirem erinnert wird. Der korbartige Charakter des Sphärengerüstes herrscht aber doch durchaus vor. Bisweilen weiss man allerdings nicht, ob man die Bildung ihrem Aussehen nach mehr als korbartig oder als knäuelförmig bezeichnen soll. Ueberhaupt hält es oft schwer, über die verwirrte Anordnung und Verbindung der Faserzüge des Sphärengerüstes einen genauen Aufschluss zu erlangen.

Einige Male habe ich auch gesehen, dass das Sphärengerüst anscheinend in mehrere Stücke zerfallen war. Vgl. Fig. 26 und besonders 27 auf Tafel XI. Da ich diese Beobachtung an stärker entfärbten (älteren) Präparaten machte, ist es sehr wahrscheinlich, dass hier die Verbindungsbrücken, welche die scheinbar isolirten Stücke miteinander in Zusammenhang setzten, schon entfärbt und unsichtbar geworden waren; jedenfalls ist diese Möglichkeit nicht auszuschliessen.

Wenn man nun die Formen der Sphären und ihre Strukturen in den Präparaten im Einzelnen genauer vergleicht, so fällt die ganz erstaunliche Verschiedenheit der Sphärenbilder auf. Im einzelnen gleicht kaum eine Sphäre der anderen! Man könnte grosse Tafeln mit den mannigfachsten Sphärenbildern anfüllen! Im Allgemeinen bleiben allerdings die hervorgehobenen charakteristischen Eigenthümlichkeiten stets gewahrt. Die Flächenansichten der Epithelmembranen in Fig. 5 und 8, sowie die einzel gezeichneten Zellen der Fig. 14—27 mögen genügen, diese Verschiedenheiten zu illustriren.

Eine derartige Variabilität pflegt bekanntlich vorwiegend an solchen Organen aufzutreten, die obsolet geworden und in Dekadenz begriffen sind. Von einer Dekadenz kann aber bei dem Sphärenorgan in unserem Epithel keine Rede sein, dasselbe ist vielmehr durchaus normal und bis ins höhere Alter lebenskräftig. Unsere Untersuchung wird uns noch weitere Beweise dafür liefern.

Die geschilderte Sphärenstruktur habe ich in allen den vielen Präparaten, welche ich von Katzen aller Altersstufen anfertigte, stets angetroffen. In dem Epithel der jüngsten Kätzchen von 2—3 Monaten, welche ich daraufhin untersuchte, war sie ebenso ausgebildet, wie bei den Katzen in mittlerem Alter und bei ganz alten Thieren: nur schien mir bei den ganz jungen Thieren die Fasermasse ein wenig gröber zu sein, als bei älteren. Die Untersuchung der Sphäre ist allerdings bei jenen etwas schwieriger, weil, wie wir noch sehen werden, die Sphäre wenn nicht ganz, so doch zum grössten Theil durch den Zellkern überdeckt wird.

Die Färbereaktion des Sphärengerüstes lässt darauf schliessen, dass seine Substanz von etwas anderer Beschaffenheit ist, als das Zellprotoplasma. Ganz besonders scheint mir das aus dem Verhalten der Sphäre bei Tinktion mit gewöhnlicher Hämatoxylinlösung (Hämatoxylin nach Ehrlich und nach Delafield) hervorzugehen, weil hier die Sphäre als helle, sich nicht färbende Stelle ausgespart bleibt, während das umgebende Zellprotoplasma deutlich gefärbt wird. Wahrscheinlich liessen sich hierfür noch weitere Beweise auffinden, wenn man dieses günstige Material noch nach anderen Methoden speciell auf diesen Punkt untersuchte.

Trotz dieser anzunehmenden Verschiedenheit in der substanziellen Zusammensetzung hängt aber das Sphärengerüst jedenfalls auf das innigste mit dem Morphoplasma des Zellprotoplasmas zusammen. Niemals habe ich in den Präparaten gesehen, dass sich die Sphäre von dem Protoplasma retrahirt oder dass irgend eine scharfe Grenze, ein Spalt oder dergleichen zwischen Sphäre und Zellprotoplasma entstanden wäre. Immer trat das feinstnetzige Mitoplasma unmittelbar an das Sphärengerüst heran und schien sich mit den Rauhigkeiten des Sphärenkorbes in innigste Verbindung zu setzen.

Ja noch mehr! Es machte auf mich den Eindruck, dass die Mitoplasmamasse sich auch in den Sphärenkorb selbst eindrängt und hier mit dessen Fasersträngen zusammenhängt. Jedenfalls befindet sich zwischen den Fasern des Korbgerüstes eine Substanz von demselben schwer definirbaren, feinstmaschigen Aussehen, wie das Zellprotoplasma selbst. Ich komme dadurch zu der Vermuthung, dass der Sphärenkorb in der Weise entstanden ist, dass sich einzelne Fadenzüge des Mitoplasmas unter

substanzieller Differenzirung stark vergrössert und mehr ausgebildet haben, dass mithin die Sphärenstruktur gewissermaassen aus der Protoplasmastruktur herausgewachsen ist. Wäre das richtig, so könnte man aus dem von mir hier nachgewiesenen Sphärengerüst einen weiteren, gewichtigen Beweis für die Netzgerüst-Struktur des Protoplasmas selbst, in dem Sinne, wie sie von Flemming angenommen wird, herleiten. Jedenfalls handelt es sich in der hier so scharf darstellbaren Zellsphäre wohl sicher um ein protoplasmatisches Organ, ein Organ protoplasmatischer Herkunft.

In welchem Zusammenhange steht nun die Zellsphäre mit den oben geschilderten Kernveränderungen?

In dem Epithel junger Kätzchen von 2—3 Monaten liegt der relativ grosse, längliche oder auch kreisrund begrenzte Kern noch in der Mitte oder nahezu in der Mitte der noch kleinen Zelle. Wie sich deutlich nachweisen lässt, findet sich in dem engen Raum der Zelle aber auch schon die grosse Zellsphäre vor, die das Bestreben hat, eine centrale Lage einzunehmen. Sie überdeckt daher den Kern und zwar so, dass gewöhnlich noch ein Theil von ihr am Kernrand hervorragt. Im Laufe des Wachsthums entsteht nun am Kerne im Bereiche der von der Sphäre überlagerten Stelle die oben geschilderte Verdünnung der Kernsubstanz. Zugleich flacht sich die von der Sphäre bedeckte Kernseite etwas ab und lässt schliesslich die sich mehr und mehr vergrössernde Konkavität entstehen. Dabei macht die Sphäre dem Kern gewissermaassen die Zellmitte streitig. Der Kern unterliegt, weicht seitlich aus und lagert jetzt stets excentrisch in der Nähe der Zellperipherie. Auch an den schon seitlich abgewichenen nierenförmigen Kernen wird gewöhnlich noch in der Nähe der Hilusgegend ein verdünntes Stück Kern von der Sphäre überlagert. Siehe Fig. 5 auf Tafel IX. Je grösser die Kernkonkavität wird, je mehr der Kern aus der Nierenform in die Halbmondform übergeht, um so mehr wird die Sphäre von dem Kerne frei und lagert sich völlig in die Kernkonkavität hinein. In dem Epithel alter Thiere liegt sie daher an den Halbmonden und Hufeisen anfangs stets innerhalb der Kernkonkavität, die sie dann aber, wie wir sehen werden, auch verlassen kann. Die Lage der Sphäre innerhalb der Kernkonkavität ist aber nicht immer genau in ihrer Mitte, vielmehr wird sie

darin auch excentrisch gefunden. Dabei füllt das Sphärengerüst nur zum Theil die Kernkonkavität aus, zum Unterschied von dem Salpenepithel. Um sie herum bleibt zwischen Kern und Sphäre meist noch ein deutlicher Raum, der von gewöhnlichem Zellprotoplasma eingenommen wird. Bei den vereinzelten, noch annähernd elliptischen Kernen, welche in Epithelhäuten älterer Thiere mit durchgehends ausgebildeten Kernsicheln äusserst selten gefunden werden und der Konkavität entbehren, wird die Sphäre in einiger Entfernung vom Kerne angetroffen.

Der oben geschilderte und oft scharf abgegrenzte, durch Kernverdünnung bedingte, helle Kernfleck entspricht daher anfangs ziemlich genau der Lage der Sphäre. Soweit als sich der Kernfleck erstreckt, so weit überlagert auch die Sphäre den Kern, wie sich an Präparaten mit guter Sphärenfärbung feststellen lässt. Daher findet sich der helle Kernfleck in der geschilderten auffälligen Grösse auch nur bei jugendlichen Individuen. Je älter die Thiere werden, je mehr bei fortschreitender Kernumwandlung die Sphäre von dem Kerne frei wird, um so kleiner wird auch der Kernfleck. An den Würstchenformen und in den darauf folgenden Stadien der Kernmetamorphose fehlt er daher bis auf die erwähnte schmale, oft zu beobachtende Stelle am Rande der Kernkonkavität; im Uebrigen sind die Kerne hier überall gleichmässig dick.

Auch die kleinen Löcher und die eigenthümlichen Arrosionsstellen liegen im Bereiche der Sphäre, da sie, wie oben geschildert, ja dem hellen Kernfleck angehören. Nur an den Würstchen- und Halbmondformen trifft man sie oft in einiger Entfernung von der Sphäre (Fig. 8 auf Tafel X), ja in seltenen Fällen wurden hier sogar in der Mitte oder selbst in der Nähe des convexen Randes des Kerns kleine Löcher gefunden.

Aus diesen Thatsachen ist ganz unzweifelhaft zu folgern, dass die Sphäre in ursächlichem Zusammenhange mit der Verdünnung und Arrosion des Kerns, wie auch mit den besprochenen Kernmetamorphosen überhaupt steht. Die Sphäre ist es, welche die Kernsubstanz zum Schwunde bringt und verdrängt; unter ihrem direkten Einfluss vollzieht sich im Laufe des Wachsthums die Umwandlung des Kerns von der einfach länglichen und rundlichen Form bis zur Hufeisengestalt [1]).

1) Hier sei an die interessanten Befunde erinnert, welche Meves

Wenn wir nach den nächsten Ursachen fragen, so wird es in erster Linie wohl der Druck sein, den das central gelegene Organ in dem engen Raum der dünnen, platten Zelle auf die nachgiebigere Kernsubstanz ausübt. Durch ihn liesse sich die Kernverdünnung und auch die Abflachung und leichte Einbiegung der einen Längsseite des Kerns erklären. Auch die Entstehung der Kernlöcher und Arrosionsstellen könnte wenigstens zum Theil auf den localisirten Druck zurückgeführt werden, den die vorspringenden Ecken und Kanten des eigenthümlich angeordneten Korbgerüstes der Sphäre auf die darunter gelegenen Stellen des Kerns ausüben müssen.

Aber nicht allein die durch die Lage der Sphäre gegebenen Druckverhältnisse können die Ursache für die Umformung des Kerns sein. Wie ich glaube, handelt es sich hier auch um eine Art Auflösungsprozess der Kernsubstanz, der unter der aktiven, chemisch wirkenden Thätigkeit der Sphäre sich vollzieht. Darauf scheint mir das oft merkwürdig zerfressene Aussehen der Arrosionsstellen hinzudeuten. Sehr beachtenswerth ist, dass dieser Einschmelzungsprozess in individuell sehr verschiedener Ausbildung und Intensität angetroffen wurde, wie oben (Seite 251) bei Schilderung der Kernformen schon ausgeführt wurde [1]).

Die in den späteren Stadien an den gebogenen Kernen zuweilen in einiger Entfernung von der Sphäre, am häufigsten an dem konkaven Kernrande, zur Beobachtung kommenden kleinen Löcher sind unzweifelhaft ursprünglich durch die Sphäre veranlasste, offen gebliebene Schwundstellen, nur haben sie sich in Folge der Umbildung des Kerns und seines Abrückens von der

an den Spermatogonien von Salamandra maculosa machte (Meves, Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 44, 1895, pg. 119). Meves fand, dass gegen Ende des Sommers und im Herbstanfang die grossen, sonst konsolidirten Sphären („Idiozome" Meves) dieser Zellen in Körnerhaufen zerfallen und dass während dieser Vorgänge der vorher mehr runde Kern gewöhnlich polymorph wird und zum Theil ausserordentlich merkwürdige, zerklüftete Kernformen aufweist.

1) Die höchst interessanten Erscheinungen dieses Einschmelzungsprozesses habe ich inzwischen näher studirt und in meiner Abhandlung: „Ueber Kernarrosion und Kernfensterung unter dem Einflusse der Zellsphäre", Virchow's Archiv f. patholog. Anat., Bd. 160, 1900. Tafel 14 u. 15, durch eine grössere Anzahl von Abbildungen illustrirt.

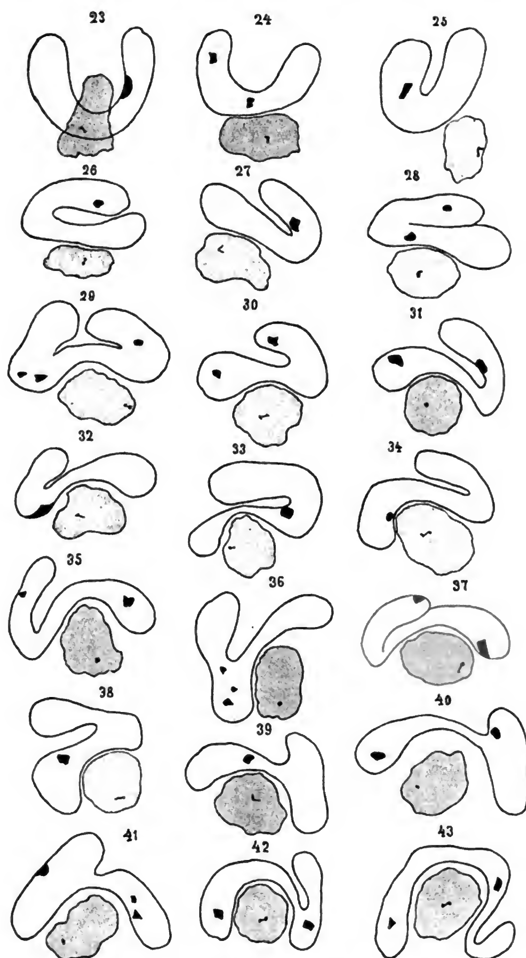
Sphäre aus ihrer ursprünglichen Lagebeziehung zur letzteren entfernt.

Dass die Sphäre es ist, welche den Kern direkt umformt und die Kernformen in diesen Zellen bedingt, beweisen auch die oben schon erwähnten, interessanten S-Formen des Kerns.

Zur Erläuterung der Entstehung dieser Kernformen habe ich aus der grossen Zahl meiner Skizzen auf Seite 263 in den Textfiguren 23—43 eine Auswahl von Abbildungen beigefügt, welche diesen Kerntypus gut illustriren und gewissermaassen eine Entwickelungsreihe desselben darstellen.

Vorausgeschickt sei, dass ich diese sekundären Kernumwandlungen nur bei alten mehrjährigen Katzen antraf, bei welchen schon die Hufeisenform der Kerne aufgetreten oder vorherrschend war. Auf früheren Altersstufen war nichts davon wahrzunehmen und fehlten *S*-Formen bei jungen Thieren noch vollkommen. Auch im Epithel der Katzen, in welchem die Würstchen- oder Halbmondform der Kerne vorherrschte, war mit wenigen Ausnahmen die charakteristisch strukturirte Sphäre ausschliesslich in der grossen, gleichmässig geformten Kernkonkavität nachzuweisen. Zuerst traten die sekundären Kernveränderungen auch nur vereinzelt auf, um dann im späteren Alter häufiger zu werden; bei manchen alten Individuen wurden sie so häufig gefunden, dass fast in jedem Gesichtsfeld auch bei stärkerer Vergrösserung mehrere S-Formen oder ihre Vorstufen sichtbar waren (vgl. Fig. 11 auf Tafel XI).

Untersucht man die ausgebreitete Epithelmembran alter Thiere mit guter Sphärenfärbung, so findet man hier und da halbmond- und hufeisenförmige Kerne, in deren Konkavität eine Sphäre vermisst wird (Textfigur 24; vgl. auch Fig. 31 auf Tafel XI). Die Kernhöhlung zwischen den Sichelschenkeln wird nur von gewöhnlichem Zellprotoplasma eingenommen und ist anfangs noch von derselben Grösse und Weite, wie bei den Kernen, welche zwischen ihren Sichelschenkeln eine Sphäre beherbergen. Die letztere fehlt indessen nicht, sie ist auch in diesen Zellen stets mit ihrer charakteristischen Struktur nachweisbar, liegt hier merkwürdigerweise aber an der entgegengesetzten Seite der Kernsichel, in der Nähe des konvexen Kernrandes. Textfigur 24. Der konvexe Kernrand ist dabei anfangs noch frei von jeder Abflachung oder Einbuchtung. Während diese Zellen in den



Textfiguren 23—43.

Präparaten bei schwacher Vergrösserung leicht übersehen werden können und erst bei Untersuchung mit stärkeren Systemen an dem Fehlen der Sphäre an der gewöhnlichen Stelle erkannt werden, fallen die folgenden Stadien auch bei schwacher Vergrösserung schon sofort auf (vgl. Textfigur 25—43). Hier kommt es nämlich zu einer Verkleinerung und Einengung der primären, durch die Sphäre ursprünglich ausmodellirten Kernkonkavität. Da die Sphäre in der letzteren nicht mehr liegt, rücken die Sichelschenkel aneinander und klappen gewissermaassen zusammen, sodass hacken- und ösenförmige Kernfiguren entstehen (Textfigur 25—29, auch die folgenden). Dabei legen sich die Sichelschenkel mit ihren Rändern bisweilen dicht aneinander (Fig. 28 und 37), sodass die primäre Kernkonkavität ganz verschwunden ist; in einigen Fällen wurde sogar eine leichte Ueberlagerung der Kernränder gesehen. Nun beginnt auch an dem ursprünglich konvexen Kernrande, dort, wo jetzt die Sphäre liegt, eine sekundäre Kernkonkavität sich auszubilden, die anfangs noch als leichter Eindruck erscheint (Textfig. 27 u. 28; vgl. auch Fig. 29 und 32 auf Tafel XI). Allmählich wird sie aber grösser und grösser, so dass sie bald die Grösse der noch bestehenden primären Konkavität erreicht und überschreitet (Fig. 30—43).

In diesem Stadium erscheinen die Kerne mehr oder weniger ausgesprochen S-förmig. Die folgenden Bilder ergeben sich von selbst. Während die primäre Einbuchtung mehr und mehr zurücktritt und kleiner wird, wächst die sekundäre beständig. Die darin gelegene Sphäre schiebt sich gewissermaassen in den Kern hinein, denselben vorbuchtend, während die primäre Konkavität schliesslich nur noch eine unscheinbare Einkerbung bildet (Fig. 30—43). Dabei tritt nicht selten auch hier unter dem Einflusse der Zellsphäre an dem Kernrande der sekundären Einbuchtung eine Verdünnung und Arrosion der Kernsubstanz ein. Schliesslich resultirt aus dieser Kernmetamorphose wieder eine ausgesprochene Sichel- und Hufeisenform, wobei die Sphäre wieder in der von ihr gebildeten sekundären Konkavität liegt (Textfigur 39—43). Durch die Metamorphose ist also eine vollständige Umkehrung erfolgt: was vorher konvexer Kernrand war, ist jetzt Kernkonkavität und umgekehrt.

In jedem grösseren Epithelstück lässt sich die ganze Reihe aller dieser Stadien lückenlos ohne Mühe auffinden. Am häufig-

sten sind die S- und Hammerformen des Kerns (Textfigur 31—39), jedenfalls weil ihre Ausbildung sich am langsamsten vollzieht und die meiste Zeit beansprucht. Dabei besteht eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen; die Textfiguren der Seite 263 und Fig. 11 auf Tafel XI bilden nur eine kleine Auslese. In der letzteren Figur finden sich unter zahlreichen primären drei sekundäre Formen. Eine so ausgesprochene Knickung des Kerns, wie in Fig. 11 unten links, kommt nur äusserst selten zur Beobachtung. Textfigur 29 weicht etwas von den übrigen ab. Während sich bei Entstehung der besprochenen S-Formen die Sphäre in den konvexen Rand des einen, gewöhnlich längsten Schenkels der zusammengeklappten Kernsichel eindrückt, drängt sie in Fig. 29 von der Mitte der Kernsichel hinein. Dadurch entstehen leicht Hantel- und Zwerchsackformen des Kerns, besonders wenn die primäre Konkavität der Kernsichel nicht sehr tief gewesen war. Ausgesprochene Hantelformen sind bei alten Thieren auch nicht selten.

Wenn wir nun fragen, woher es kommt, dass die Sphäre bei alten Thieren häufig an einer ganz anderen Stelle angetroffen wird, als bei jungen, so sind zwei Möglichkeiten gegeben: entweder atrophirt die in der primären Kernkonkavität gelegene Sphäre und wird ersetzt durch eine an anderer Stelle sich neubildende, oder aber es wandert die persistirende Sphäre von ihrem ursprünglichen Orte an eine andere Stelle. Denn dass sich in der primären, später an den S-Formen leer gefundenen Kernkonkavität ursprünglich eine Sphäre befunden haben muss, ist zweifellos, da diese Konkavität ja das Produkt der Sphärenthätigkeit ist, wie oben gezeigt wurde. Bei jüngeren Thieren liegt die Sphäre ja auch stets in der Kernsichel.

Als ich die beschriebenen Dinge zuerst auffand, glaubte ich anfangs, dass die erstere Möglichkeit, eine Atrophie der Sphäre mit sekundärer Regeneration einer neuen Sphäre an ganz anderer Stelle, vorläge. Es wollte mir nämlich scheinen, besonders in den Schnittpräparaten, die ich zuerst daraufhin untersuchte, als ob in der primären Kernkonkavität hier und da anfangs noch eine dichtere, etwas dunklere Stelle bestehen bliebe, welche ich für die atrophische Sphäre nahm. Auch in den Epithelmembranen sah ich bisweilen etwas Derartiges. Auch lag in dieser dichteren Stelle einige Male ein etwas dunkler gefärbtes Körnchen, welches

man für atrophische Centralkörper hätte erklären können. Diese Befunde waren mir aber doch zu unsicher und zu unbestimmt. Die Verdichtung des Protoplasmas könnte man auch durch das Zusammendrängen der zusammenrückenden Sichelschenkel erklären. Jedenfalls war stets bei guter Färbung nur eine deutliche, grosse, wohl ausgebildete Sphäre mit scharf gefärbten Centralkörpern vorhanden, entweder an primärer oder an sekundärer Stelle. Läge ein Regenerationsprocess der Sphäre vor, so hätte ich mit einiger Berechtigung wohl erwarten können, einmal eine Zelle zu finden, in welcher an beiden Stellen die Sphäre undeutlich gewesen wäre, an primärer Stelle in Folge der Atrophie, an sekundärer in Folge der beginnenden Neubildung. Das habe ich aber mit Sicherheit nicht gesehen. Immerhin aber ist eine sichere Beobachtung nach dieser Richtung schwierig; die Möglichkeit, dass eine sekundäre Regeneration der Sphäre hier in manchen Fällen vorliegen könnte, will ich daher vorläufig noch nicht ganz ausschliessen.

Für die zweite Möglichkeit einer Ueberwanderung der Sphäre kann ich aber sicherste Beweise beibringen. Es gelang mir nämlich oft, die Sphäre bei ihrer Ueberwanderung selbst anzutreffen; sie wandert aus der Kernkonkavität über den Kern weg an dessen entgegengesetzte Seite. Ich fand häufig Zellen, in welchen die Sphäre nur noch zum Theil in der primären Kernhöhlung lag, während ihr anderer Theil sich ganz über den sichel- oder hufeisenförmigen Kern gelagert hatte oder schon etwas am konvexen Kernrande vorragte. Von dieser Ueberwanderung konnte ich alle Stadien nachweisen. Bilder, wie in der Textfigur 23 auf Seite 263 und den Figuren 28 und 29 der Tafel XI dürften wohl kaum anders als durch Ueberwanderung der Zellsphäre entstanden gedeutet werden können. Dabei lässt sich feststellen, dass die überwandernde, wie auch die übergewanderte, bereits an sekundärer Stelle gelegene Zellsphäre stets dieselbe in gleicher Weise deutliche Struktur besitzt, wie die an primärer Stelle. (Vgl. Fig. 28—33 auf Tafel XI.) Auch die Centralkörper (siehe unten) waren stets in ihr gleich scharf nachzuweisen. Bei der Ueberwanderung müssen die letzteren zeitweise auch auf den Kern zu liegen kommen, wie oft gesehen wurde (vgl. Fig. 28—30 auf Tafel XI); natürlich befinden sie sich dabei stets ausserhalb des Kerns. Als ein weiterer Beweis für die

Ueberwanderung ist ferner anzuführen, dass die Sphäre den von ihr zurückgelegten Weg durch Kernverdünnung und Arrosionsstellen nicht selten kennzeichnet. Man sieht häufig, dass, nachdem die Sphäre ihre sekundäre Position eingenommen hat, zu ihr von der primären Kernkonkavität quer über den Kern gewissermaassen eine Strasse von kleinen, unzweifelhaft unter ihrem Einfluss entstandenen Kernlöchern hinwegzieht. Besonders oft tritt das bei den Hantel- und Zwerchsackformen des Kerns ein. Indessen kommt es dabei niemals zu einer vollständigen Zerschnürung und Theilung des Kerns in zwei Theile, immer bleiben auch bei weitgehender Arrosion noch kleine, dünne Kernbrücken bestehen und vermitteln den Zusammenhang. Wie oben schon bemerkt, kann daher von amitotischen Theilungsvorgängen keine Rede sein (vgl. Fig. 33 auf Tafel XI). Allerdings können solche Wegmarken des von der Sphäre zurückgelegten Weges auch ganz fehlen (vgl. Fig. 31 der Tafel XI). In ganz vereinzelten Fällen scheint die Sphäre nicht über den Kern hinweg, sondern um ein Ende seiner Sichel herum zu wandern. Ich traf nämlich einige Male bei älteren Thieren Zellen an, in denen die primäre Konkavität zwar leer war, die Sphäre aber nicht an der konvexen Kernseite lag, sondern vor dem einen Kernende oder schon etwas hinter demselben sich befand.

Eine Ueberwanderung der Sphäre ist demnach wohl ganz sicher erwiesen.

Man könnte nur noch einwenden, dass bei der unregelmässigen, mit vorspringenden Ecken versehenen Gestalt der Sphäre und bei ihrer ehemaligen Ueberlagerung des Kerns bei jungen Individuen sich früh ein Sphärenstück abgelöst habe und auf die andere Seite des Kerns gelangt sei; später sei der grössere Theil der Sphäre in der von ihr gebildeten Kernkonkavität atrophirt, und es habe sich dann der abgelöste Sphärenkeim zu einer neuen Sphäre ausbilden können. Für diesen Einwand habe ich indessen im mikroskopischen Bilde keinen Anhaltspunkt gewinnen können. Auch sprechen ganz direkt dagegen die Ueberwanderungsbilder der Sphäre und vor Allem auch die Centralkörper, die, wie wir sehen werden, im Bereiche unserer Sphäre niemals fehlen und stets deutlich nachweisbar bleiben.

Schliesslich wäre noch daran zu denken, dass die unregelmässige Sphäre im Stadium ihrer ehemaligen Ueberlagerung des

jugendlichen Kerns nicht nach einer Kernseite, wie oben geschildert, abrückt, sondern sich quersackartig nach beiden Kernseiten auszieht. Dadurch würden an beiden Längsseiten des Kerns mehr oder weniger ungleiche Konkavitäten von vorneherein entstehen und der Kern eine mehr hantelförmige Gestalt annehmen. Dass dies statthaben kann, glaube ich in der That und erklärt sich dadurch wohl ein Theil der Hantel- und mehr unregelmässigen Formen des Kerns, die man, wie oben erwähnt, schon bei Thieren in mittlerem Alter (im Würstchen- und Halbmondstadium der übrigen Kerne) antrifft. Man würde dann Bilder erhalten, wie in Fig. 30 auf Tafel XI, wobei allerdings die Entscheidung schwer ist, ob hier nicht doch eine Ueberwanderung vorliegt. Später kann dann die Sphäre sich noch nach der grösseren Kernkonkavität hinziehen. So könnte es sich in diesen Fällen erklären, dass bei Hantel- und auch noch bei Sichelformen charakteristische Arrosionsstellen an der kleineren Konkavität der Hantel oder auch an dem konvexen Rande der Sichel beobachtet werden, obwohl die Sphäre schon ganz der grossen Kernkonkavität angehört. Solche habe ich mehrmals angetroffen.

Kurz und gut, man sieht, es sind bei diesen merkwürdigen Kernmetamorphosen vielfache Variationen möglich. Immer aber ist dafür das Sphärenorgan der aktive Theil, welcher diese Umwandlungen hervorruft und den nachgiebigen Kern ummodellirt.

Welche Bedeutung hat nun diese Ortsveränderung der Sphäre für das Leben der Zelle und welche Kräfte bewirken sie?

Der Versuch, hierüber Klarheit zu gewinnen, stösst auf grosse Schwierigkeiten.

Jedenfalls muss diesen Vorgängen bei der Häufigkeit ihres Vorkommens unzweifelhaft eine tiefere, innere, wichtige Bedeutung zukommen. Denn eine einfache „Alterserscheinung“ der Zelle kann es nicht sein, dazu sind die kräftigen Thiere, mit meist noch sehr gut erhaltenem Gebiss, beidenen sie sich finden, noch nicht alt genug. Auch sind diese Umbildungsvorgänge im Innern der Zelle zu energisch, wenn sie auch nur langsam vor sich zu gehen scheinen, um als Symptome des Absterbens der Zelle gelten zu können. Vor Allem lassen schliesslich weder die Sphäre mit ihren Centralkörpern, noch der Kern, noch überhaupt die ganze Zelle Anzeichen einer senilen Degeneration erkennen, sie gleichen in ihrer Struktur und ihrem Aussehen ganz denen jüngerer Thiere.

Ich vermuthe vielmehr, dass es sich in der Ueberwanderung der Sphäre und in den damit nothwendigerweise einhergehenden Umlagerungen innerhalb der Zelle möglicherweise um eine Art inneren Rekreationsprocess, um eine Art innerer Zellanfrischung handeln kann. Ich habe nämlich festgestellt, dass eine Regeneration der Zellen auf dem Wege der Zelltheilung unter normalen Verhältnissen in diesem Epithel nicht stattfindet. In allen den vielen Präparaten der gesunden Hornhäute, bei den vielen Hunderttausenden von Zellen, welche ich untersuchte, habe ich niemals auch nur eine einzige Mitose angetroffen. Dass auch eine amitotische Zellvermehrung ausgeschlossen ist, wurde oben schon erwähnt. Kerntheilungsfiguren habe ich in dem Epithel der Descemet'schen Membran nur bei neugeborenen und ganz jungen Katzen, deren Lidspalte kurz vorher sich geöffnet hatte (im Alter von 9 bis etwa 14 Tagen) gefunden und zwar hier ziemlich reichlich. Bei allen Katzen von 2—3 Monaten an habe ich dagegen Mitosen nicht wieder gesehen. Daher ist wohl anzunehmen, dass die Zellen etwa von dem genannten Alter an sich nicht mehr theilen und zeitlebens persistiren[1]). Da die Cornea, wie

1) Ich erinnere daran, dass ich auch bei meinen ausgedehnten Untersuchungen der fixen Hornhautzellen erwachsener Thiere und des Menschen (Archiv für Ophthalmologie Bd. XLIX, 1899) niemals auch nur eine einzige Mitose angetroffen habe. Man könnte hierin eine in's Einzelne durchgeführte Bestätigung des von Leber ausgesprochenen Satzes erblicken, dass es sich in dem Auge um einen besonders stabilen Apparat handele, der sich in seinem Bestande nach seiner Ausbildung zur Sicherung der normalen Refraktionsverhältnisse zeitlebens unverändert erhält. (Leber, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse vom Flüssigkeitswechsel des Auges. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. IV). Ich glaube aber, dass diesen Befunden eine allgemeinere Bedeutung insofern zukommt, als sie beweisen, dass in den Geweben des ausgebildeten Körpers (ja sogar schon von der Zeit bald nach der Geburt an, Epithel der Descemet'schen Membran) die Zellen zeitlebens persistiren, abgesehen von den sich leicht abnutzenden Geweben (Epidermis, Schleimhäute, Hoden; hierzu würden auch die Regenerationsstellen der morphotischen Bestandtheile des Blutes kommen). Ich kann daher Hansemann nur zustimmen, wenn er vermuthet, dass eine physiologische Regeneration durch Mitose nur denjenigen Zellen zukommt, die direkt durch äussere mechanische, thermische oder chemische Reize getroffen werden und dass die physiologische Zelltheilung die Folge einer direkten mecha-

das ganze Auge[1]), von dem genannten Alter an wächst und die hintere Hornhautfläche dadurch auch an Ausdehnung gewinnt, müssen die Epithelzellen selbst sich entsprechend vergrössern, um die hintere Hornhautfläche zu decken. Dass diese Vergrösserung der Zellen durch Wachsthum der Fläche nach stattfindet, lässt sich leicht feststellen und wurde oben (siehe die Textfiguren 1—22 auf Seite 244 u. 245) für die Zellkerne ja im Einzelnen ausgeführt.

Dass im Alter bei den von mir untersuchten Thieren die Zellen in unserem Epithel sich bemerkbar abnutzen und durch Absterben aus dem Zellverbande ausscheiden, lässt sich demgemäss auch nicht erkennen. Allerdings habe ich hier und da gesehen, dass zwischen den Zellen von gewöhnlichem Aussehen bisweilen vereinzelte auffällig kleine, wie von der Nachbarschaft zusammengedrückte Epithelzellen lagen, deren Kerne auch keinen lebensfrischen Eindruck mehr machten; gewöhnlich waren die Kernenden einander dann sehr genähert, wie aneinandergepresst, sodass ringkernähnliche Bildungen (siehe oben) entstanden. Diese Befunde waren aber doch äusserst selten.

Hierin verhält sich das Epithel der Membrana elastica posterior ganz anders, als das früher von mir untersuchte einschichtige Epithel an der Oberfläche des Salpenkörpers[2]), in welchem ein lebhafter Verbrauch der Epithelzellen mit konsekutivem mitotischem Ersatz stattfindet. Das kann ja auch nicht wunder nehmen, da die ungeschützt freiliegenden Salpenzellen äusseren Insulten sehr ausgesetzt sind.

Ausser zum Protoplasma und Kern tritt unser Zellorgan auch zu den Centralkörpern der Zelle in die engsten Beziehungen.

---

nischen Abnutzung der Gewebe ist. (Hansemann, Ueber den Einfluss des Winterschlafes auf die Zelltheilung. Verhandlungen der physiologischen Gesellschaft zu Berlin 1898.)

1) Nach den neuesten Untersuchungen von Weiss (Ueber das Wachsthum des menschlichen Auges und über die Veränderung der Muskelinsertionen am wachsenden Auge. Anatomische Hefte Bd. VIII, 1897, pg. 206) nimmt z. B. bei dem Menschen das Auge vom Neugeborenen bis zum Erwachsenen um das 3,292fache zu.

2) Zur Kenntniss der Zellsphäre. Eine Zellenstudie am Salpenepithel. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abtheilung 1898.

4. Centralkörper.

Centralkörper habe ich in einer jeden Zelle des Epithels der Membrana elastica posterior bei allen von mir untersuchten Thieren aller Altersstufen stets angetroffen. Nach guter Färbung sind sie schon mit Zeiss Apochr. 8 mm, Apert. 0,65 und Compensations-Ocular No. 12 im Flächenbilde sichtbar. Bei älteren Thieren waren sie gewöhnlich deutlicher und leichter nachweisbar, als bei jungen, weil sie bei ersteren meist frei vom Kernbezirk in dem aufgehellten Zellleib lagen; auch schienen sie bei älteren Thieren eine Spur grösser zu sein.

In einer jeden Zelle fanden sich zwei Centralkörper, selten drei. In Fig. 9 auf Tafel X (isolirte Epithelhaut) zeigt z. B. die Zelle oben links drei Körperchen, welche sich mit Bestimmtheit deutlich von einander abgrenzen liessen. Ferner sind in Fig. 12 in *dd* — *mm* aus 9 verschiedenen Zellen je drei nebeneinander liegende Centralkörper von verschiedenem Aussehen nebeneinander gestellt. Drei Centralkörper sind aber eine grosse Ausnahme, die Regel ist durchaus die Zweizahl. Nur einige wenige Male schienen vier Körperchen vorhanden zu sein (vgl. Fig. 12 *nn*, *oo*).

Die Körperchen sind in diesem Epithel stets dicht aneinandergelagert, sodass es schwer hält, mit ganzer Bestimmtheit in jedem Einzelfalle zu sagen, ob eine geringe Zwischensubstanz sie verbindet oder nicht. Nicht selten habe ich sie mit grösster Schärfe voneinander isolirt gesehen, das kann aber auch ein Effekt der Entfärbung der Zwischensubstanz gewesen sein. Meist fliessen sie indessen optisch zusammen, und es scheint in der That eine sehr spärliche Bindemasse sich zwischen beiden zu befinden, so dass man von einer Centrodesmose im Sinne von M. Heidenhain sprechen muss (vgl. Fig. 2, 9, 11, 13 und die Zusammenstellung in Fig. 12).

Die Centralkörper besitzen, besonders bei älteren Thieren, meist deutlich die Form kurzer, kleiner Stäbchen, von denen das eine ein wenig länger als das andere ist.

Die Stäbchen sind nun im Flächenbilde sehr verschieden zu einander gestellt, sodass das Mikrocentrum, um mich dieser von M. Heidenhain für die durch eine Zwischensubstanz vereinigten Centralkörper einer Zelle eingeführten, bequemen Be-

zeichnung zu bedienen, ein sehr mannigfaches Aussehen zeigt. (Vgl. Fig. 2, 9 und 11) In Fig. 12 *a — z* und *aa — oo* habe ich ausserdem noch eine Anzahl von im Flächenbilde gesehenen Mikrocentren, zumeist aus Präparaten von älteren Thieren, zusammengestellt. In Fig. 12 *p — y* lagen die beiden Stäbchen parallel zu den beiden Oberflächen der dünnen Zellen, sodass man sie bei derselben Einstellung scharf vor sich hatte. In dieser Lage erschienen sie häufig völlig von einander isolirt. Meist stiessen die beiden Stäbchen unter rechtem Winkel aneinander (*p — s*), seltener unter stumpfem (*u — w*) oder spitzem Winkel (*t*, *x*, *y*). Am häufigsten hatten sie sich so zu einander eingestellt, dass das längere senkrecht zur Mitte des kürzeren stand. Hierdurch erhielt das Mikrocentrum das Aussehen eines kleinen Petschaftes oder Ausrufezeichens, wie ich es schon von den fixen Hornhautzellen (l. c.) beschrieben habe. (Vgl. Fig. 12 *f — k*.) Die Aehnlichkeit mit einem minutiösen Ausrufezeichen wurde noch auffallender, wenn das kurze Stäbchen im Flächenbilde vertical stand und in Folge dessen als dunkler kreisrunder Punkt erschien. In dieser Stellung gewann das Mikrocentrum ein langgestrecktes strichartiges Aussehen (*l m*). Stellte sich ein solches Mikrocentrum senkrecht zu den Oberflächen der Zelle ein, so erhielt man einen einfachen, schwarzen, kreisrund begrenzten Punkt, ein durchaus nicht seltenes Vorkommniss. (Fig. 12 *a*.) Dies Bild könnte einen einfachen Centralkörper vortäuschen; bei Benutzung der Mikrometerschraube überzeugt man sich aber, dass es sich stets um ein vertical gestelltes stabförmiges Mikrocentrum handelt. (Vgl. auch Fig. 13.) In Fig. 12 *z — cc* sieht man auch den einen Centralkörper in optischem Querschnitt als Pünktchen neben dem anderen horizontal liegenden.

Auch die Mikrocentrumbilder der Fig. 12 *b — e*, in denen zwei Pünktchen durch eine Zwischenmasse verbunden scheinen, liessen sich optisch wohl auf Stellungen zweier Stäbchen zurückführen, wenn man sich z. B. denkt, dass die Stäbchen in *p — t* so vertical in der Zelle gestellt werden, dass sie mit ihren freien Enden im Flächenbilde nach oben sehen. Gerade Bilder wie in *c — e* sind nun sehr häufig, besonders auch bei jüngeren Thieren; auch auf verticalen Durchschnitten durch das Epithel habe ich solche erhalten (Fig. 13). Bei Untersuchung derselben gewann ich auch oft den Eindruck, dass zwei mehr kugelige, durch eine Zwischen-

masse verbundene Gebilde vorlagen; es wollte mir dann nicht gelingen, durch Benutzung der Mikrometerschraube eine Stäbchennatur der Gebilde festzustellen. Ich glaube daher, dass hier im Mikrocentrum nicht überall stäbchenförmige Gebilde enthalten sind, sondern auch oft Körper von mehr kugeliger Form.

Nicht selten nahm ich schliesslich noch bei stärksten Vergrösserungen an besonders klaren Stellen wahr, dass die Enden des längeren Centralkörperchens oder gar beider leicht kugelig verdickt erschienen (Fig. 12 *i i*). Hierdurch konnten 3 oder 4 Centralkörper vorgetäuscht werden. Jedenfalls wäre hierdurch der Uebergang zu dem Mikrocentrum mit drei Centralkörpern gegeben. Die Möglichkeit ist nicht auszuschliessen, dass ein Centralkörper durch Theilung zwischen den beiden verdickten Enden in zwei zerfallen kann. In den aus 3 Centralkörpern bestehenden Mikrocentren war oft eine deutliche Ungleichheit in Grösse und Form der Körper festzustellen.

Benachbarte Zellen zeigten häufig im Flächenbilde die gleichen Centralkörperstellungen, so dass kleine Gruppen von 2—4 Zellen oder auch noch einigen mehr Mikrocentren von Petschaftform oder Doppelkügelchen u. s. w. aufwiesen. Indessen fanden sich nicht minder häufig auch die extremsten Stellungen in aneinanderstossenden Zellen.

Das Mikrocentrum befindet sich nun stets im Bereiche des oben als Sphäre beschriebenen Zellorgans. Hierdurch werden wir eben berechtigt, in letzterem eine „Zellsphäre“ zu erblicken. Es liegt meist in der Mitte oder doch ziemlich in der Mitte der Sphäre. Häufig hat es aber auch eine ganz excentrische Lage, ja es kann ganz an den Rand der Sphäre rücken. Die 6 Textfiguren 44—49 auf Seite 275 geben sehr extreme Beispiele für diese periphere Lage; auch in Fig. 9 auf Tafel X sind ähnliche Fälle sichtbar. Bisweilen habe ich nur noch einen Centralkörper in Connex mit der Sphäre gesehen, während der andere frei in das Protoplasma vorragte (Textfigur 45). Nur 3 Mal etwa schien das ganze Mikrocentrum von der Sphäre losgelöst zu sein und frei im Protoplasma zu liegen. In diesen Zellen war aber die Sphäre schon sehr stark entfärbt und in ihrer Ausdehnung nicht mehr genau abzugrenzen, so dass es sehr wohl möglich gewesen sein kann, dass das Mikrocentrum in einer schon entfärbten, vorspringenden

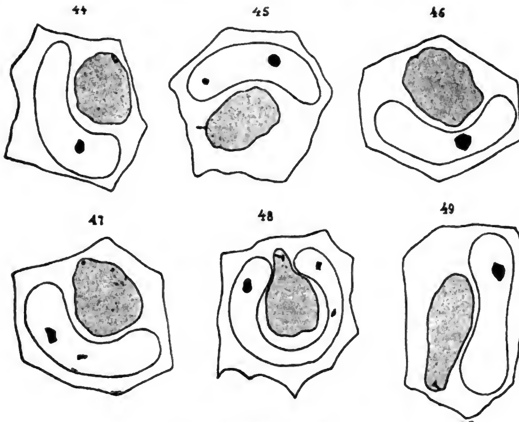
Ecke der Sphäre gelegen und also der Sphäre doch noch angehört hat.

Lagert die Sphäre noch auf dem Kern, so kommt es oft vor, dass die dazugehörigen Centralkörper im Flächenbilde in den Bereich des Kerns zu liegen kommen, was bei dem Nachweis der Centralkörper im Epithel junger Thiere zu beachten ist. Vgl. Fig. 2 auf Tafel IX. Natürlich liegt das Mikrocentrum dabei stets ausserhalb des Kerns. Ueberhaupt habe ich auch bei diesen Untersuchungen, ebenso wie bei meinen früheren, nicht den geringsten Anhalt dafür gewinnen können, dass die Centralkörper etwa ein Derivat des Kerns darstellen oder zeitweise innerhalb des Kerns gelegen sind. Auch bei dem Ueberwandern der Sphäre im Epithel alter Thiere muss das Mikrocentrum zeitweise in den Kernbereich fallen, vgl. Fig. 28—30 auf Tafel XI.

Auch mit Bezug auf die ganze Zelle hat das Mikrocentrum eine wechselnde Lage. In der Mehrzahl der Fälle findet man die Centralkörper allerdings bei Flächenansicht in der Mitte oder ziemlich in der Mitte der Zellplatte. Damit kommen sie dann oft auch in die Mitte der Kernkonkavität zu liegen. Vgl. Fig. 9 auf Tafel X. Sehr oft nehmen die Körperchen aber auch eine sehr excentrische Lage ein, ja sie können ganz in eine Zellecke oder dicht an den Zellrand verlegt sein. In den Textfiguren 44—49 sieht man sie nicht nur ausserhalb des Bereiches der Kernkonkavität und der Sphärenmitte, sondern sogar ganz in der Nähe der Zellperipherie. Derartige Fälle sind gar nicht so selten. Unmittelbar daran stossende Zellen können dabei eine centrirte Lage der Körperchen aufweisen.

Es erübrigt noch die Besprechung des Lageverhältnisses der Centralkörper zu den beiden Oberflächen der Zelle, welches ich an feinen, senkrecht zu den Zellenflächen ausgeführten Schnitten geprüft habe. Diese Untersuchung hatte um so mehr Interesse für mich, als ich an den gleich platten Elementen des Salpenepithels ganz konstant eine periphere Lage an der freien Zellfläche, wenn nicht immer beider, so doch wenigstens eines Centralkörpers gefunden hatte[1]). Für Cylinderzellen war diese ober-

1) E. Ballowitz, Notiz über die oberflächliche Lage der Centralkörper in Epithelien. Anatomischer Anzeiger 1898, Bd. XIV, No. 14.



Textfiguren 44—49.

flächliche Situation schon vorher von K. W. Zimmermann[1]) und M. Heidenhain[2]) erkannt worden.

In dem Corneaepithel fand ich die Lage des Mikrocentrums nicht so konstant und ausgesprochen peripher, wie bei den Salpen. Vgl. Fig. 13 auf Taf. XI, welche einen senkrecht zu den Zellflächen durch Epithel und Descemet'sche Haut geführten Schnitt von einer älteren Katze zeigt; *E* ist die Epithelmembran, in welcher die durchschnittenen Kerne und zwischen ihnen in dem aufgehellten Zellleib die Mikrocentren sichtbar sind, *D* repräsentirt die Descemet'sche Haut. Allerdings lagen hier die Centralkörper in der Mehrzahl der Fälle auch dicht an der freien, gegen den Kammerraum gerichteten Zelloberfläche, aber niemals so auffällig peripher, wie ich es bei den Salpen sah; stets bedeckte noch eine deutliche Schicht Protoplasma die Körperchen. Sehr häufig habe ich auch eine mittlere Lage der Centralkörper

1) Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 8. Versammlung in Strassburg i. E. 1894, pg. 245.

2) M. Heidenhain und Th. Cohn, Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von Schwalbe Bd. 7. Heft 1.

gesehen, besonders wenn das Mikrocentrum die Form eines kleinen Ausrufezeichens angenommen und sich vertical zu den Zellflächen eingestellt hatte; es nahm dann gewöhnlich das mittlere Drittel der ganzen Zelldicke ein. Aber auch ganz in der Nähe der basalen Zellfläche traf ich das Mikrocentum wiederholt an. Bei der extremen Dünnheit der Zellen sind diese Niveaudifferenzen allerdings so gering, dass sie kaum wesentlich in Betracht kommen können. Dabei kann der kleinere Centralkörper gegen die freie Zelloberfläche gerichtet oder von derselben abgewandt sein, ebenso mit Bezug auf den Kern. Auch ist die Stellung der Längsaxe des Mikrocentrums hinsichtlich des Zellleibes und des Kernmittelpunktes eine anscheinend ganz willkürliche und regellose, wie ich das auch schon für das Salpenepithel und die fixen Hornhautzellen betont habe.

5. Krystalloide.

Schliesslich finden sich in den Epithelzellen der Membrana elastica posterior noch mehr accessorische Bestandtheile, welche ich den sogenannten Krystalloiden zurechnen muss, wie sie hauptsächlich in pflanzlichen Zellen, aber auch in vereinzelten thierischen Zellarten, besonders als Inhalt der Kerne, beschrieben worden sind[1]).

In unserem Epithel liegen sie stets im Protoplasma der Zelle, niemals im Kern. Gewöhnlich halten sie sich bei ihrer Lage im Protoplasma im Flächenbild frei von dem Sphären- und Kernfeld, bisweilen ragen sie aber auch mit einem Ende in die Sphäre, seltener über den Kern vor.

Sie besitzen das Aussehen feiner, langer, von der Umgebung scharf abgesetzter, stab- oder mehr fadenartiger Bildungen. Ihre Länge variirt sehr, wenig dagegen ihre Dicke. Ihre Länge beträgt in den meisten Fällen 0,009—0,0135 mm; sie kann aber auch um Weniges geringer und um ein Beträchtliches grösser sein, wie am besten ein Blick auf Fig. 2 und 3 der Tafel IX

1) Eine Zusammenstellung der früheren Beobachtungen über in thierischen Zellen vorkommende Krystalloide findet sich in meiner Abhandlung: Stab- und fadenförmige Krystalloide im Linsenepithel, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, anatom. Abth. 1900. Ebendort wird auch auf die muthmaassliche Bedeutung der von mir in den Elementen der Wandung des Kammerraumes aufgefundenen Krystalloide näher eingegangen, worauf ich hier verweisen muss.

zeigt; in Fig. 3 habe ich in *a—z* eine Auswahl von Formen zusammengestellt.

Meist sind es mehr gerade oder nur leicht hin und her gebogene Stäbe (Fig. 3, *a—c*). In sehr wenigen Fällen schien das Krystalloid auf Strecken röhrenförmig geworden oder gequollen zu sein (*x y*). Ein einziges Mal glaubte ich an dem röhrenförmigen, anscheinend offenen Ende deutlich eine kreisförmige Wandbegrenzung zu erkennen. Oft werden die Biegungen zahlreicher und auffälliger (*d—h*) und können auch unter scharfem Winkel stattfinden, sodass ein bajonettartiges Aussehen resultirt (*i, k*). Bisweilen ist das ganze Krystalloid unter einem (*l, m, n*) oder zwei Winkeln (Fig. 2 links oben) eingeknickt oder halbkreisförmig gertenartig umgebogen (*o, xy*).

In bei weitem der Mehrzahl der Fälle ist in jeder Zelle je ein Krystalloid enthalten. Allerdings ist es oft schwer, wenn nicht unmöglich, die Zugehörigkeit der einzelnen Stäbe zu den Zellen zu erkennen, da die Zellgrenzen für gewöhnlich nicht gefärbt sind. Hier und da kann man jedoch das Vorkommen von zwei Krystalloiden in einer Zelle feststellen, besonders wenn die Stäbe sich, wie Klingen, gekreuzt haben. Fig. 2 rechts, Fig. 3 *w, x*. Bisweilen berühren sich die beiden, nicht selten sehr verschieden langen Stäbe in verschiedener Weise an ihren Enden (*r—v*, *z* und z_1). Selten habe ich gesehen, dass ein Krystalloid in zwei oder drei Stücke der Länge nach gewissermassen zerfallen war (*p, q*). Nur in ganz vereinzelten, äusserst seltenen Fällen konnte ich mehr als 2 (3—4) Krystalloide in einer Zelle erkennen.

Das Vorkommen dieser Zelleinschlüsse bei den von mir untersuchten Katzen war nun ein sehr verschiedenes. Ich habe es nur bei einer geringen Anzahl von Individuen, jungen und alten, feststellen können, in bei weitem der Mehrzahl der Thiere wurden sie vermisst. Bei manchen waren sie sehr zahlreich, fast in jeder Zelle, bei anderen fanden sie sich nur sehr spärlich, hier und da in einer oder einigen benachbarten Zellen ein Krystalloid. Es handelt sich hier also um eine nicht konstante, accessorische, individuell sehr verschieden auftretende Zelleinlagerung.

Dass die beschriebenen Bildungen nicht präformirt waren, etwa einen erst bei der Behandlung entstandenen krystallinischen

Niederschlag darstellen, ist ausgeschlossen. Denn alle Präparate wurden nach genau denselben Methoden behandelt, trotzdem erschienen in den Präparaten von den einen Individuen die Stäbe, bei den anderen nicht. Die weichen Formen, denen alles Krystallinisch-Starre fehlt, kennzeichnen sie auch als organische Bildungen. Dazu kommt, dass in jeder Zelle gewöhnlich nur ein Krystalloid enthalten ist und hier innerhalb des Protoplasmas der Zelle liegt.

Auch kann meiner Ansicht nach hier nicht an parasitäre Einlagerungen gedacht werden.

In schlecht fixirten Zellen, in welchen Vakuolen entstanden waren, habe ich gesehen, dass das Krystalloid frei durch eine Vakuole hindurchziehen konnte. Die Krystalloide besitzen also eine grössere Resistenz als das Zellprotoplasma, welches sich bei Entstehung der Vakuole von dem Widerstand leistenden Krystalloid zurückgezogen hatte.

Die Krystalloide färbten sich am besten nach der Eisenhämatoxylin-Methode, wobei sie während der Entfärbung länger tingirt blieben als das Korbgerüst der Sphäre, vgl. Fig. 2; sie waren aber auch mit dem gewöhnlichen Hämatoxylin sichtbar zu machen.

C. Vergleichender Theil.

Nachdem ich die oben geschilderten Befunde bei der Katze festgetellt hatte, habe ich meine Untersuchungen auch auf zahlreiche andere Wirbelthiere, besonders Säugethiere, ausgedehnt, um zu sehen, ob sich bei ihnen die gleichen oder ähnliche Strukturen nachweisen liessen. Naturgemäss konnte ich diese Untersuchungen hier nicht in dem Umfange systematisch an jeder Species durchführen, wie ich es bei der Katze gethan hatte. Immerhin habe ich auch hier eine ganze Anzahl von Individuen verschiedenen Alters berücksichtigt und zwar vom Schaf, Rind, Ziege, Schwein, Pferd, Steinmarder (nur ein altes Weibchen) und Kaninchen.

Was zunächst Schnittpräparate von eingebettetem Material anbelangt, so habe ich Kerne mit sehr ausgesprochener Konkavität, meist von Nieren-, Sichel-, auch Hantelform, angetroffen bei älteren Individuen vom Steinmarder, Kaninchen, Pferd, Schwein und Schaf. In den meisten Präparaten waren innerhalb der Kon-

kavität an günstigen Stellen Andeutungen der Sphäre sichtbar; bei dem Kaninchen und dem Schwein war die Sphäre und auch die Sphärenstruktur sehr deutlich.

Beim Schaf, Rind, Schwein und der Ziege (von letzterer nur ein 3jähriges Thier) gelang es mir ferner, die Epithelhaut in grossen Stücken, wie bei der Katze, zur Ablösung zu bringen. Allerdings konnten die Augen dieser Thiere zum Theil nicht so lebensfrisch untersucht werden, wie von der Katze, da sie im günstigsten Falle erst etwa $1^1/_2$ Stunden nach der Schlachtung der aus dem vom anatomischen Institut ziemlich weit entfernten Thiere Schlachthause in meine Hände gelangten. Hierauf schiebe ich manche Misserfolge bei der Färbung, welche ich zu Anfang hatte. Später habe ich dann die Augen im Schlachthause selbst präparirt.

Die meisten Exemplare habe ich vom Schaf untersucht. Hier konnte die Umformung des Kerns sehr schön verfolgt werden. Bei schon ziemlich grossen Lämmern, die noch im ersten Lebensjahre standen, sahen die Kerne der Epithelzellen der Descemet'schen Haut sehr eigenthümlich aus: jeder Kern zeigte einen grossen, meist centralen, hellen Fleck, der wieder durch eine grosse Sphäre bedingt wird. Durch den Einfluss der letzteren kommt es nicht selten zu einer Durchlöcherung der Kernmitte. Im Gegensatz zu der Katze, gehört der helle Fleck nur in der Minderzahl der Fälle mehr dem einen Kernrande an. Bei älteren Schafen wird dann der Kern nierenförmig, um bei 3—4jährigen eine exquisite Sichelform anzunehmen. In der Kernkonkavität, ebenso bei jungen Individuen im Bereich des hellen centralen Kernfleckes, ist auch beim Schaf nach gelungener Färbung stets die mit den Centralkörperchen versehene grosse Sphäre vorhanden. Wenn auch ihre Begrenzung und Form gut zu sehen und Andeutungen ihrer Struktur zu erkennen sind, so war doch die letztere nicht so scharf darstellbar, wie bei der Katze; wenigstens wollte mir das bis jetzt noch nicht gelingen.

Das Gleiche gilt mit Bezug auf die Kernformen für Ziege und Schwein. Bei dem letzteren war die Struktur der grossen Sphäre in ausgezeichneter Weise darzustellen und an jeder Zelle leicht zu erkennen.

Bei dem Schafe habe ich gesehen, dass die Kerne der Epithelhaut oft sehr regelmässig in langen Reihen angeordnet und dabei mit ihrer die Sphäre beherbergenden Kernkonkavität

alle nach derselben Richtung gewandt waren. Ich erhielt dadurch oft sehr regelmässige Bilder, die an die „Richtung" der Knorpelzellen an der Ossifikationsgrenze erinnerten. Jedenfalls steht diese reguläre Anordnung der Zellen in Beziehung zu der Wölbung der Epithelmembran.

Vom Rind konnte ich bis jetzt nur eine geringe Anzahl Kälber und 8—10 jährige Thiere untersuchen und fand ich hier den Kern auch bei den alten Thieren zu meiner Ueberraschung ohne Konkavität, im günstigsten Falle nierenförmig. Aber auch hier liess sich in einer jeden Zelle eine grosse charakteristische Sphäre bei jungen und alten Thieren nachweisen.

Aus diesen vergleichenden Untersuchungen geht zur Genüge hervor, dass die von mir bei der Katze beschriebenen Strukturverhältnisse nicht diesem Thiere allein zukommen, sondern bei den Säugethieren eine ganz allgemeine Verbreitung haben.

Anders verhält es sich mit den übrigen Wirbelthierklassen. Hier konnte ich bis jetzt nur unter den anuren Amphibien bei Rana und Bufo halbmondförmige Kerne in dem hinteren Hornhautepithel nachweisen. Ciaccio (l. c.), v. Ewetsky[1]), Eberth[2]), Schottländer[3]) und Andere haben übrigens schon aus dem normalen Epithel der Descemet'schen Membran vom Frosch nierenförmige Kerne abgebildet. Bei den Vögeln und Reptilien (Schlangen) fehlt den Kernen die Konkavität. Von ersteren berücksichtigte ich eine ganze Anzahl von Arten (Haushuhn, Larus canus, Sterna minuta, Scolopax rusticola, Buchfink [Fringilla caelebs] u. a.), fand aber bei allen nur rundliche oder häufiger noch länglich-elliptische Kerne. Die Untersuchung der Protoplasmastrukturen wird hier erschwert durch das ausserordentlich entwickelte System der basalen Radiärleisten und -Fäden, welche schon von Nuel und Cornil (l. c.) und Smirnow[4]) näher beschrieben worden sind. Am schönsten fand ich diese radiär ausstrahlenden Leistensysteme

1) v. Ewetsky, Ueber das Endothel der Membrana Descemeti. Untersuchungen aus dem pathol. Institut in Zürich III. Heft. 1875.

2) Eberth, Ueber Kern- und Zelltheilung. Virchow's Archiv für pathologische Anatomie Bd. 67, 1876, pg. 523.

3) Schottländer, Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 31, 1888, pg. 426.

4) Smirnow, Ueber die Zellen der Descemet'schen Haut bei Vögeln. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VII, 1890, pg. 312.

an der Hornhaut der Buchfinken ausgebildet. Die Räume zwischen den langfaserigen Leisten werden gegen den Kammerraum hin durch eine mit Eisenhämatoxylin sich intensiv färbende Kittmasse zwischen den sechseckigen Zellplatten abgeschlossen. Ich hoffe über das Epithel dieser Thiere bald ausführliche Mittheilungen machen zu können.

D. Schlussbetrachtung.

Die obigen, bei den Säugethieren gemachten Befunde stimmen in allen wesentlichen Punkten in auffälligster Weise mit den Resultaten überein, welche ich vor zwei Jahren bei Untersuchung des Salpenepithels erhielt. In beiden Zellformationen handelt es sich um ein sehr dünnes, einschichtiges, im übrigen indifferentes, aus meist sechseckigen Zellen zusammengesetztes Epithel. In der Mitte einer jeden Epithelzelle befindet sich bei beiden eine „Riesensphäre", welche die Form des excentrisch gelegenen Kerns in merkwürdigster Weise umwandelt und im Alter der Thiere deutlicher nachweisbar ist, als bei jungen. Im Bereiche der Sphäre liegt bei beiden das aus gewöhnlich zwei Centralkörpern gebildete Mikrocentrum.

Diese Uebereinstimmung zwischen Zellformationen zweier so weit von einander abstehender Thiergruppen ist sicher keine zufällige, sondern muss gesetzmässig begründet sein. Der Gedanke liegt nahe, dass die Existenz des von mir beschriebenen, so merkwürdig grossen Zellorgans der Zellsphäre hier nur deswegen so auffällig und leicht erkennbar wird, weil diese beiden Zellformationen in Folge ihrer Dünnheit und Isolirbarkeit ein so überaus günstiges Untersuchungsmaterial abgeben. Man möchte vermuthen, dass hinsichtlich der Zellsphäre auch in den anderen thierischen Zellen ähnliche Bauverhältnisse vorliegen, wie in dem von mir untersuchten physiologisch möglichst indifferenten Zelltypus der dünnen Deckepithelien; nur sind die anderen Zellformen viel schwierigere, ungünstigere Untersuchungsobjecte, in welchen specifische, je nach den von den einzelnen Zellen vertretenen Funktionen verschiedene Zellstrukturen vielleicht analoge Organisationsverhältnisse überdecken und wohl auch modificirt haben. Fernere Untersuchungen müssen hierüber die Entscheidung bringen. Zunächst kämen die Epithelien in Betracht und möchte ich die Aufmerksamkeit auf die platten Epithelien der höheren

Wirbelthiere hinlenken. Einen Anhaltspunkt dürften oft die Kernformen geben. Indessen schliesst das Vorkommen eines regulären, rundlichen Kerns von gewöhnlicher Form die Existenz einer besonders strukturirten Riesensphäre auch in platten Zellen nicht aus. Die Umformung des Kernes in die von mir beschriebenen Kernformen findet unter dem Einflusse der Riesensphäre wohl besonders dann statt, wenn die Zellen relativ klein und in ihrem Innenraum in Folge grosser Dünnheit ihres Zellleibes sehr eingeschränkt sind, wie es bei dem Salpenepithel und dem Epithel der Membrana elastica posterior thatsächlich der Fall ist.

Die wichtigste Abweichung, welche das Corneaepithel von dem Salpenepithel zeigt, ist der feinere Bau der Riesensphäre selbst. Während ich in den Salpenzellen eine meist recht deutliche, radiär feinfädige Struktur nachweisen konnte, setzen sich die Sphären der Epithelzellen der Descemet'schen Haut aus dem oben beschriebenen, eigenartigen, bisweilen knäuelähnlichen Korbgerüst zusammen, eine Sphärenstructur, welche bis jetzt einzig dasteht.

Meist wird die Sphäre in ruhenden Zellen erwachsener Thiere als heller, die Centralkörper umgebender, gewöhnlich kleiner Fleck oder Hof ohne erkennbare Struktur beschrieben. Im günstigsten Falle war eine „feinfädige" Struktur zu erkennen, hier und da auch wohl mit Andeutungen einer radiären Anordnung der Fäden; auch ein „feinkörniger" Bau wird angegeben [1]). In den besonders grossen Sphären der Leucocyten ist von M. Heidenhain und Flemming eine ausgesprochen radiärfädige Zusammensetzung aufgefunden worden, ähnlich wie in den Riesensphären des Salpenepithels von mir. Ganz abweichend davon ist in den ruhenden Samenzellen (Spermatogonien und Spermatocyten) vieler Thiere die Beschaffenheit der Sphären, welche als kompakte, scharf abgegrenzte Hüllen die Centralkörper umgeben und nur im Zustande der Zellenruhe vorhanden sind, während der Mitose aber im Gegensatze zu den „Sphären" verschwinden. Meves [2]) hat diese letzteren Gebilde der Samenzellen daher von

1) Siehe hierüber die ausgezeichneten Besprechungen der Zellstruktur von Flemming in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte".

2) Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. VI, pag. 315.

den übrigen abgegrenzt und als „Idiozome" unterschieden, was sich empfehlen dürfte. Flemming[1]) hat diese Bezeichnung angenommen, möchte aber die alte van Beneden'sche Bezeichnung „Sphäre" darum noch nicht aufgeben (wozu auch ich keinen Grund sehe), wenn man sie auch nicht mehr im Sinne van Beneden's anwenden kann. Flemming fährt dann fort: „Dass die Asteren und die centralen Theile um die Centrosomen nicht in toto „permanente Zellorgane" genannt werden können, glaubt heute nach den Resultaten vieler Arbeiten wohl ein Jeder; sie vergrössern sich ja und bilden sich zurück, und die Asteren haben gar keine Abgrenzung im Zellenleib, sie müssen irgendwie aus den Strukturen desselben geformt sein. Aber es kann um die Centrosomen her immer noch eine eventuell sehr kleine Portion Substanz geben, die dazu in Verbindung mit den Centralkörpern Veranlassung giebt. Bei manchen Zellenarten ist Substanz, die diese Funktion haben kann, in der Ruhe sehr reichlich vorhanden, bei anderen, wo man sie noch nicht nachweisen kann, könnte sie doch vorhanden sein. Solange ihre Abwesenheit sich nicht sicher konstatiren lässt, möchte ich für solche Substanz den Namen Sphäre festhalten".

Durch die Eigenart der Struktur der Riesensphäre unseres Corneaepithels könnte man zu dem Einwand veranlasst werden, dass es sich hier gar nicht mehr um eine „Zellsphäre", sondern um ein besonderes, diesen Epithelzellen eigenthümliches Zellorgan handele. Welche Bedeutung sollte dann aber das Zellorgan haben? Sollte es vielleicht mit der diesem Epithel zugeschriebenen Funktion, die Membrana elastica posterior zur Abscheidung zu bringen, in Zusammenhang stehen?

Neuerdings ist Ranvier[2]) dafür eingetreten, dass unser Epithel auch die Eigenschaft besitzt, die defect gewordene Descemet'sche Membran zu regeneriren, nachdem Wagenmann[3])

1) Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. VI, pag. 239.

2) L. Ranvier, Influence histogénétique d'une forme antérieur, à propos de la régénération de la membrane de Descemet. Compt. rend. hebd. d. s. de l'Académie d. sc. Paris T. 126, No. 1, pg. 23. 1898. Derselbe, Recherches expérimentales sur le mécanisme de la cicatrisation des plaies de la cornée. Archives d'Anatomie microscopique p. p. Balbiani et Ranvier, Tome II, 1898, pg. 44, pg. 174.

3) Wagenmann, Neubildung von glashäutiger Substanz an der

u. A. schon früher darauf hingewiesen haben, dass die Substanz der Descemet'schen Membran durch eine Art Ausscheidung von Seiten des Epithels entsteht. Ich möchte bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass sich bei Anwendung der Eisenhämatoxylin-Färbung die grössere, dem Epithel zugewandte Schicht der Membran sehr bald entfärbt, während nach aussen gegen die Substantia propria hin eine dunkle, zackige Zone noch länger tingirt bleibt. Es liegt mir nun durchaus fern, die Fähigkeit des Epithels, die Substanz der Descemet'schen Haut abzuscheiden und zu regeneriren, irgendwie in Abrede stellen zu wollen. Meine eigenen Untersuchungen an den isolirten Epithelhäuten haben mir aber keinen Anhaltspunkt dafür gegeben, waren ja auch nicht auf diesen speciellen Punkt gerichtet. Jedenfalls habe ich nicht den geringsten Anhalt dafür, das das von mir aufgefundene Zellorgan damit irgendwie im Zusammenhange stehen könnte.

Eine Flüssigkeit secernirende Thätigkeit, mit der das Zellorgan in Verbindung gebracht werden könnte, entfaltet unser Epithel jedenfalls nicht, da es, wie schon lange bekannt, an der Abscheidung des Kammerwassers völlig unbetheiligt ist. Wie Leber[1]) auch kürzlich noch ausgeführt hat, wird das Kammerwasser ja von den Blutgefässen der Ciliarfortsätze und wohl auch noch der Hinterfläche der Iris, jedenfalls unter Mitwirkung des diese Theile bekleidenden Epithels, geliefert und gelangt in stetiger und unmerklicher Erneuerung von dem hinter der Iris gelegenen Raum durch die Pupillenöffnung in die vordere Augenkammer.

Die eigentliche Aufgabe, welche das Epithel an der Hinterfläche der Cornea in dem völlig ausgebildeten Auge des Erwachsenen besitzt, erblickt Leber darin, dass es die Diffusion und Filtration des Kammerwassers durch die Descemet'sche

Linsenkapsel (Nachstaar und Kapselstaar) und an der Descemet'schen Membran. v. Gräfe's Archiv für Ophthalmologie Bd. 35, 1889, pg. 172. Derselbe, Weitere Mittheilungen über glashäutige Neubildungen an der Descemet'schen Membran und auf der Iris und über Veränderungen des Hornhautendothels. v. Gräfe's Archiv f. Ophthalmologie Bd. 38, 1892, pg. 91.

1) Th. Leber, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse vom Flüssigkeitswechsel des Auges. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. IV.

Haut verhindert. Der genannte Autor sagt darüber (l. c. pg. 187): „Da die Hornhautgrundsubstanz in Kammerwasser quillt und sich trübt, so bedarf sie eines Schutzes zur Erhaltung ihrer Durchsichtigkeit; dieser Schutz wird durch das Endothel vermittelt, nach dessen Entfernung die Hornhaut alsbald die angegebenen Veränderungen von Seiten des Kammerwassers erfährt, während die Descemet'sche Membran die Flüssigkeit nicht zurückhält."

Diese Aufgabe des Epithels erscheint indessen nicht als eine so hervorstechende Funktion, dass sie die Existenz und die eigenartige Struktur eines so grossen Zellorgans bedingen könnte. Diese Funktion haben ja z. B. alle dünnen Oberflächen-Epithelien der im Wasser lebenden Thiere, ohne dass es bei ihnen zur Ausbildung einer so merkwürdigen Sphärenstruktur gekommen wäre. Wenigstens ist darüber bis jetzt noch nichts bekannt. Allerdings habe ich ja auch bei den Salpen in ihrem Oberflächenepithel eine „Riesensphäre" aufgefunden, aber doch mit ganz anderer Struktur.

Ich muss daher an meiner Deutung festhalten, dass es sich im Epithel der Membrana elastica posterior in dem von mir beschriebenen Organ nicht um eine besondere, diesem Epithel ganz eigenthümliche Bildung, sondern um eine echte „Zellsphäre" handelt. Ich erblicke demnach in diesem Befund eine weitere glänzende Bestätigung der genialen Vorhersage van Beneden's[1]), wonach die Zellsphäre mitsammt den Centralkörpern permanente Organe der Zelle, typische differencirte Theile ihres Leibes darstellen. Ihre charakteristische Struktur, ihre stete Anwesenheit in der Zelle, ihre Grösse, ihre Abgrenzung, ihre oben geschilderten Lebensäusserungen, alle diese Faktoren berechtigen uns, die Zellsphäre in unserem Epithel als besonderes „Organ" der Zelle anzusprechen.

Zu dieser Deutung wurde ich von vorneherein veranlasst durch den konstanten, oben näher geschilderten Befund der Centralkörper im Bereiche des Zellorgans und durch den Vergleich mit dem Zellenbau des Salpenepithels, bei welchem mir, wie an dem citirten Ort näher beschrieben, gelungen war, das centrale Zellorgan der ruhenden Zelle in genetischen Zusammen-

1) Ed. van Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 1887, 3. série, T. XIV.

hang mit den Sphären der mitotisch sich theilenden Zellen zu bringen. Diesen letzteren Beweis konnte ich für das normale nicht gereizte Epithel der Membrana elastica posterior bis jetzt noch nicht beibringen, da ich, wie oben betont, bei allen meinen Untersuchungen niemals auch nur eine einzige Mitose in diesem Epithel bei erwachsenen Thieren gefunden habe. Es gelingt indessen unschwer, die Zellen zur Theilung zu bringen, und hoffe ich, hierüber alsbald eingehend berichten zu können.

Schliesslich will ich nicht unterlassen, mit einigen Worten auf das von M. Heidenhain[1]) für die Organisation der Zellen aufgestellte „Spannungsgesetz" der „organischen Radien" einzugehen, da ich auch in meiner Salpenarbeit dasselbe berührt habe. Denn noch mehr als die Salpenzellen, sind diese Epithelzellen der Corneahinterfläche in den isolirten Membranstücken ein ganz vorzügliches Object, um sichere Handhaben dafür zu gewinnen, ob etwas Wahres an den von M. Heidenhain aufgestellten Hypothesen ist oder nicht. Auch hier haben wir wieder sehr dünne, in einer Fläche zwischen den Kittlinien, wie in einem Rahmen, ausgespannte Zellen, so klar durchsichtig und auch meist regelmässig gestaltet, wie man sie sich in einem Modell nicht besser und übersichtlicher konstruiren könnte. Dazu kommen als ganz typische Befunde in jeder Zelle eine central gelegene grosse Sphäre mit oft central gelegenen Centralkörpern und ein excentrisch gelegener Kern, der nachweislich in seiner Form direkt durch die Sphäre auf das mannigfachste umgeformt wird, also Sphäre, Lage der Sphäre, Lage des Kerns, Kernformen, alles Dinge, welche M. Heidenhain durch sein „Gesetz" „mit einem Male zu erklären" wähnt.

Wenn daher die Angaben von M. Heidenhain allgemeinere Geltung hätten, wenn ein mit den Centralkörpern zusammenhängendes System „centrirter, gespannter, organischer Radien", „die bei einer vollkommenen Ruhelage des Mitoms alle eine identische Länge aufweisen würden", bestände, so müsste das hier in diesen Epithelzellen statt haben, so müsste an diesem so überaus günstigen Object ein radiäres Mitom nachweisbar sein.

1) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. für mikrosk. Anatomie Bd. 43, pg. 423. Derselbe, Cytomechanische Studien. Archiv für Entwicklungsmechanik 1894. Bd. I.

Ich habe hier aber niemals eine Spur, auch nur die geringste Andeutung davon wahrnehmen können. Aber auch bei den Leukocyten, von denen M. Heidenhain ausging und durch die er zur Aufstellung seiner verallgemeinernden Hypothesen veranlasst wurde, hat meiner Ansicht nach die Existenz des radiären Mitoms mit einem „Spannungsgesetz centrirter Radien" nichts zu schaffen. Denn, wie ich schon an anderer Stelle ausgesprochen habe, steht nach meinem Dafürhalten die besondere Ausbildung eines radiären Mitoms bei den Leukocyten, diesen hervorragend mobilen Zellen, in ursächlichem Zusammenhang mit der hohen Contraktilität ihres Protoplasmas. Wie ich an den Spermien [1]) nachweisen konnte, ist Contraktilität an fibrilläre Struktur gebunden. Bei den Leukocyten ist daher eine fibrilläre Differenzirung des Protoplasmas in höherem Grade erfolgt, als bei anderen Zellen, deren Protoplasma nur in geringem Grade contraktil erscheint.

Direkt gegen die Heidenhain'schen Annahmen spricht nun, von allen anderen, in meiner Salpenarbeit schon berührten Punkten abgesehen, die von mir aufgefundene Sphärenstruktur. Nach M. Heidenhain soll sich das „System organischer Radien" durch die Sphäre zu den Centralkörpern hin als ihrem Insertionspunkt fortsetzen, sodass die Sphärenradien den innersten Theil der „organischen Radien" bilden würden, der nach aussen hin durch die van Beneden'sche Körnchenzone abgegrenzt wäre. Bei unseren Epithelzellen ist nun von allem dem Nichts vorhanden. Vielmehr haben wir hier in der Sphäre ein eigenartiges Korbgerüst von sich unregelmässig verbindenden Faserzügen ohne jede erkennbare regelmässige oder gesetzmässige Anordnung, vor allem aber ohne jede Andeutung einer radiären Struktur oder eines radiären Spannungszustandes. Dabei zeigt diese Riesensphäre — darauf weise ich noch besonders hin — in allen Phasen der durch sie bewirkten Kernumwandlung genau die gleiche von mir beschriebene Korbstruktur. Diese Sphärenstruktur schliesst mithin vollständig die Existenz „organischer Radien" im Sinne von M. Heidenhain aus, ebenso wie er die von diesem Autor gegebene Sphärendefinition in ihrer verallgemeinernden Fassung unhaltbar macht.

Nach den Befunden, welche ich an den Epithelzellen der Descemet'schen Membran, gewissermaassen Modellzellen par ex-

1) Vgl. E. Ballowitz, Fibrilläre Struktur und Contraktilität. Archiv für die gesammte Physiologie Bd. XLVI, 1889, pg. 433.

cellence, erhalten habe, glaube ich daher berechtigt zu sein, die Gültigkeit der M. Heidenhain'schen Annahmen und die Existenz „organischer Radien" in seinem Sinne in Abrede zu stellen. Ein „Spannungsgesetz" giebt es für die Organisation der Zellen nicht. Dieses Ergebniss steht im Einklang mit den Ausführungen von R. Fick [1]), durch welche auch die theoretisch-mechanische Unhaltbarkeit der M. Heidenhain'schen Thesen nachgewiesen wird. Damit werden auch alle Schlussfolgerungen, welche aus dem „Spannungsgesetz" von M. Heidenhain und auch schon von anderen Forschern für die Zelltheilungsvorgänge gezogen sind, hinfällig.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX—XI.

Alle Figuren der Tafel IX—XI beziehen sich auf das Epithel der Membrana elastica posterior (Descemet'sche Haut) der Hauskatze und zwar verschiedener Individuen auf verschiedenen Altersstufen. Ausser Fig. 1 auf Tafel IX und Fig. 6 auf Tafel X wurden sämmtliche Zeichnungen nach mit Eisenhämatoxylin tingirten Präparaten angefertigt. Fig. 1—10 auf IX und X, sowie Fig. 14—33 auf Tafel XI stellen Flächenbilder aus isolirten Epithelhäutchen dar. Nur Fig. 11 und 13, z. Th. auch Fig. 12, stammen von in Paraffin eingebettet gewesenem Material.

Tafel IX.

Fig. 1. Flächenbild des isolirten Epithels nach Behandlung mit Argentum nitricum, von einer erwachsenen Katze. Zeiss Apochromat 8,0 mm, Apert. 0,65, Compensationsocular No. 18.

Fig. 2. Von einem 3—4 Monate alten Kätzchen. Zeiss, Apochr. homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compens.-Ocular No. 12. Kerne elliptisch, oval oder auch nahezu kreisrund, an manchen ist der eine Rand mehr gerade oder auch schon leicht eingebuchtet. Jeder Kern mit einer sehr deutlichen, grossen, durch die Sphäre verdünnten und daher heller erscheinenden Stelle, welche gewöhnlich der einen Längsseite des Kerns angehört. An drei Kernen im Bereiche des hellen Flecks durch die Sphäre bedingte Perforationen der Kernsubstanz. Die Sphäre bis auf sechs Zellen, in welchen sie noch leicht angedeutet ist, entfärbt und ganz unsichtbar geworden. Dafür sind in einer jeden Zelle im Bereiche der

1) R. Fick, Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abth. 1897.

Sphäre, resp. des hellen Kernfeldes die beiden Centralkörper um so deutlicher. Ausserdem in einer jeden Zelle ein, selten zwei Krystalloide von verschiedener Länge.

Fig. 3. a—z_1. Verschiedene Formen der Krystalloide. In xy war an einer Stelle eine leichte (vielleicht durch Quellung hervorgerufene ?) Verbreiterung des Krystalloids eingetreten. Vergr. wie in Fig. 2.

Fig. 4. Von einer ca. ³/₄ Jahr alten Katze. Zeiss, Apochrom. 8 mm, Apert. 0,65, Compensations-Ocular No. 18. Kerne ausgesprochen nierenförmig. In der Konkavität eines jeden Kerns die dunkler als das Protoplasma gefärbte Zellsphäre.

Fig. 5. Von einer 1—1½ Jahre alten Katze. Zeiss, Apochr. homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30. Compensations-Ocular No. 12. Umwandlung der Nierenform der Kerne in die Würstchenform. Bei vielen Kernen an ihrer Konkavität noch eine verdünnte hellere Stelle. In einer jeden Zelle eine grosse Zellsphäre, deren Korbgerüst mit den Biegungen, Verzweigungen und gegenseitigen Verbindungen seiner Faserzüge sehr deutlich hervortritt. Zu beachten die Verschiedenheiten in Grösse, Form und Strukturbild der Sphären. Der eine Theil der Sphäre lagert sich häufig noch über den dann gewöhnlich verdünnten konkaven Kernrand. Die Centralkörper sind nur erst in wenigen Zellen zu erkennen, sie werden noch durch die gefärbte Sphärenstruktur verdeckt.

Tafel X.

Fig. 6. Von einer 6 Monate alten Katze. Färbung mit Delafield-schem Hämatoxylin. Zeiss, Apochr. 8 mm, Apert. 0,65, Comp.-Ocular No. 18. Kerne meist deutlich nierenförmig. Zellsphäre als deutlicher, heller Flecke in dem dunkler gefärbten Protoplasma an einer jeden Kernkonkavität sichtbar.

Fig. 7. Von einer etwa 5 Monate alten Katze. Vergrösserung Zeiss Apochr. 8 mm, Apert. 0,65, Compensations-Ocular No. 12. Die Kerne beginnen nierenförmig zu werden. In der Nachbarschaft der Kernkonkavität ist die helle, durch die Sphäre bedingte, verdünnte Stelle sichtbar. Die Zellsphäre ist in Folge totaler Entfärbung nicht zu erkennen. Zwischen den Zellen mit entfärbtem Protoplasma befinden sich an dieser Stelle des Präparates 7 Zellen, deren Protoplasma noch ganz intensiv tingirt geblieben ist. Man sieht in Folge dessen die von jeder Zelle ausgehenden, auf die Nachbarzellen übergreifenden Fortsätze der basalen Seite der Zellen.

Fig. 8. Von einer ca. 2—3 Jahre alten Katze. Zeiss Apochr. homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compens.-Ocular No. 12. Ausgesprochene Würstchenform der Kerne. In der Konkavität eines jeden Kerns je eine grosse Zellsphäre, deren Korb-

gerüst mit den Biegungen, Verzweigungen und gegenseitigen Verbindungen seiner Faserzüge sehr deutlich hervortritt. Zu beachten die Verschiedenheiten in Grösse, Form und Strukturbild der Sphären (vgl. auch Fig. 5 auf Tafel IX). Die Centralkörper sind nicht in jeder Zelle deutlich, da sie noch durch die gefärbte Sphärenstruktur verdeckt werden.

Fig. 9. Von einer etwa 3—4jährigen Katze. Vergrösserung wie in Fig. 8. Aus einem mit Eisenhämatoxylin gefärbten Epithelhäutchen, in welchem die Kittsubstanz an den Zellgrenzen sehr deutlich gefärbt war (vgl. Fig. 1 auf Tafel IX). In jeder Zelle ein Kern, eine grosse Sphäre und ein Centralkörperpärchen; nur links oben sind in einer Zelle drei Centralkörperchen sichtbar. Der Kern hat begonnen, sich zu einer Halbmondform umzubiegen. Die Sphärenstruktur in Folge vorgeschrittener Entfärbung nicht mehr sichtbar. Die Centralkörper sehr deutlich; in einigen Zellen erscheint das Mikrocentrum in Folge einer senkrecht zu den Zellflächen gerichteten Stellung seiner Längsaxe als einfacher dunkler Punkt.

Fig. 10. Von einer etwa 5—6 Jahre alten Katze. Zeiss, Apochromat 8,0 mm, Apert. 0,65, Compensations-Ocular No. 18. Kerne ausgesprochen halbmondförmig mit verdickten Enden. In der Konkavitat eines jeden Kerns die etwas dunkler als das Protoplasma gefärbte Zellsphäre.

Tafel XI.

Fig. 11. Von einer über 7 Jahre alten Katze, aus einem Flächenschnitt durch die Hinterfläche der Cornea von Paraffinmaterial. Zeiss, Apochr. homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compens.-Ocular No. 12. Unter den sehr ausgesprochen hufeisenförmigen Kernen drei S-förmige. Eine so starke Knickung, wie davon der Kern links unten zeigt, nur sehr selten. Bei den hufeisenförmigen Kernen liegt die grosse Sphäre in der primären Kernkonkavität, bei den S-Formen in der sekundären. Mit Bezug auf die Sphärenstruktur und die Centralkörper gilt dasselbe, was bei Fig. 9 auf Tafel X gesagt wurde.

Fig. 12 *a—z*, *aa—oo*. Eine Anzahl nebeneinander gestellter Bilder des von der Zellfläche gesehenen Mikrocentrums aus verschiedenen Präparaten von meist alten Thieren (vgl. den Text). Vergrösserung wie in Fig. 11.

Fig. 13. Senkrechter Durchschnitt durch die Membrana Descemeti mit ihrem Epithel von der Cornea einer älteren Katze. Zeiss, Apochr. homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30, Compens.-Ocular No. 18. *E* = Epithel mit den Durchschnitten durch die Kerne und mit den Mikrocentren in dem aufgehellten Protoplasma. *D* = Descemet'sche Haut, deren periphere Zone sich länger intensiv gefärbt erhält.

Fig 14—27. Isolirt gezeichnete Zellen aus dem Epithel mehrjähriger

Katzen. Zeiss, Apochr. homogene Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30. Compensations-Ocular No. 12. Zur Erläuterung der Sphärenstruktur und ihres Verhaltens zum Zellprotoplasma. In Fig. 25 und besonders Fig. 22 erscheint die Sphäre mehr knäuelartig. In Fig. 26 und 27 ist die Sphäre anscheinend in Stücke zerfallen (seltener Befund, siehe hierüber den Text).

Fig. 28—33. Isolirt gezeichnete Kerne mit zugehöriger Zellsphäre nebst Centralkörpern aus Präparaten von sehr alten Katzen, zur Illustrirung der Ueberwanderung der Sphäre. In Fig. 28—30 ist die Sphäre noch in Ueberwanderung begriffen; dabei kommen die Centralkörper zeitweilig in den Bereich des Kerns zu liegen. In Fig. 31—33 ist die Sphäre bereits aus der primären Kernkonkavität über den Kern hinweg an dessen konvexe Seite gewandert und beginnt hier (Fig. 32) eine sekundäre Konkavität zu erzeugen (vgl. auf Seite 263 des Textes die Textfiguren 23—43). In Fig. 31 ist bei der Ueberwanderung die Kernsubstanz unverändert geblieben, während die Kerne der Fig. 32 und 33 Arrosionsstellen aufweisen.

(Aus dem I. anatomischen Institut zu Wien.)

Zur Entwickelungsgeschichte der Pankreasanlagen und Duodenalpapillen des Menschen.

Von

Dr. **Konrad K. Helly.**

Hierzu Tafel XII und 12 Textfiguren.

Unterzieht man die beiden Schleimhautpapillen des menschlichen Duodenums, durch welche die Einmündungsstellen der Ausführungsgänge von Pankreas und Leber gekennzeichnet sind, bezüglich ihrer Entwickelung einer genaueren Betrachtung, so findet man sehr bald, dass ihre Grösse im Verhältnisse zu einander und zur Dicke der Darmwand während verschiedener Zeitabschnittte des embryonalen Lebens verschieden ist.

Diese Thatsache wurde schon vor mehreren Jahren von Hamburger (1) verzeichnet, der hierbei auch des Umstandes

Erwähnung that, dass die Papilla minor (Santorini) im Verhältnisse zur Papilla maior (Vateri) umso kleiner würde, je älter der Embryo wäre. Als Erklärung für diese Erscheinung betrachtete er die gleichzeitig vor sich gehende Rückbildung das Santorini'schen Ganges selbst.

Als ich nun gelegentlich einer Untersuchung (2, 3) der Santorini'schen Papille in derselben häufig echtes Pankreasdrüsengewebe fand, sah ich mich der Frage gegenübergestellt, welchem Umstande dasselbe sein Vorhandensein an dieser Stelle verdanke. Die Beantwortung dieser Frage erschien mir umso wünschenswerther, als ich im Gegensatze zu einer wenige Jahre früher erschienenen Untersuchung Pilliets (9), auf die ich erst kürzlich aufmerksam ward, nicht im Stande gewesen bin, einen ähnlichen Befund in der Pap. mai. nachweisen zu können. Ich wandte demnach diesem Gegenstande mein Augenmerk zu, wobei ich der Hoffnung Raum gab, zugleich auch den Grund für die eingangs erwähnten Unterschiede in den Grössenverhältnissen beider Papillen finden zu können.

Selbstverständlich durchforschte ich zunächst die in den letzten Jahren so bedeutend angewachsene Pankreaslitteratur nach einschlägigen Arbeiten. Das Ergebniss war ein sehr dürftiges. Ausser Hamburger, der in seiner oben angeführten Arbeit die Entwickelung beider Papillen flüchtig streifte, befasste sich bisher, soweit ich finden konnte, niemand mit diesem Gegenstande. Indem ich mir also denselben zum Ziele meiner Untersuchung machte, gieng ich daran, an einer Reihe menschlicher Embryonen den betreffenden Theil des Duodenums in lückenlose Schnittreihen zu zerlegen, soweit mir dieselben nicht schon fertig zur Verfügung standen.

An dieser Stelle muss ich Herrn Prof. Schaffer meinen Dank aussprechen für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit der er mir den unten als sein Eigenthum angeführten Embryo zur Durchsicht überliess.

Ich lasse nun eine Uebersicht der von mir untersuchten Altersstufen folgen.

Grösste Länge		
I.	12,5 mm	Embryo KS aus der Sammlung des I. anat. Inst.
II.	14,5 mm	Embryo S_2 aus der Sammlung des I. anat. Inst.
III.	15,0 mm	Eigenthum des Herrn Prof. Schaffer.

IV. 20,0 mm Embryo R aus der Sammlung des I. anat. Inst.
V. 28,5 mm Embryo S_1 aus der Sammlung des I. anat. Inst.
VI. 39,0 mm
VII. 45,0 mm
VIII. 51,0 mm Embryo W aus der Sammlung des I. anat. Inst.
IX. 55,0 mm
X. 60,0 mm Embryo Z aus der Sammlung des I. anat. Inst.
XI. 80,0 mm
XII. 90,0 mm
XIII—XIV. Zwei Embryonen aus der zweiten Hälfte des IV. Monats.
XV. Ein Embryo aus dem Anfange des V. Monats.
XVI—XX. Fünf Embryonen aus dem VI. Monate.
XXI. Ein Embryo aus dem Ende des VII. Monats.

Aeltere Embryonen zu untersuchen hielt ich für unnöthig, da schon die im VI. und VII. Monate bestehenden Verhältnisse keine wesentlichen Unterschiede mehr gegenüber denen erkennen lassen, die sich beim Neugeborenen und beim Erwachsenen darbieten.

Beide Papillen stellen von der ersten Stunde ihrer Entwickelung an immer ausschliesslich Erhebungen der Schleimhaut dar. Deren Grundfläche wird durch die Darmmuskelhaut gebildet, die an ihrer äusseren, peritonealen Fläche nur die Lücke für den Durchtritt der entsprechenden Ausführungsgänge zeigt, sonst aber keinerlei Einziehung oder Vorbuchtung gegenüber der Schleimhaut erkennen lässt, welche die auf ihrer dem Darme zugekehrten Innenfläche aufsitzenden Papillen verriethe. Daraus erhellt, dass letztere ihre Ausbildung lediglich den zwischen Darmmuskelhaut und Schleimhautepithel gelegenen Gebilden verdanken kann.

Fragen wir nach der Art dieser Gebilde, so ergeben sich, als nach ihrer Entwickelungszeit deutlich von einander trennbar, einerseits die Ausführungsgänge, andereseits deren stete Begleiter, nämlich Drüsengewebe und Muskulatur. Den hierdurch gegebenen drei Gesichtspunkten, von denen aus die Entwickelung der beiden Duodenalpapillen betrachtet werden muss, will ich nun im Folgenden Rechnung tragen.

I. Embryo KS, 12.5 mm gr. L. Das Duodenum zeigt in der Höhe der späteren Papillen kein einheitliches Lumen, sondern

eine Anzahl unregelmässiger Lücken, auf deren nähere Beschreibung ich jedoch hier nicht eingehen will.

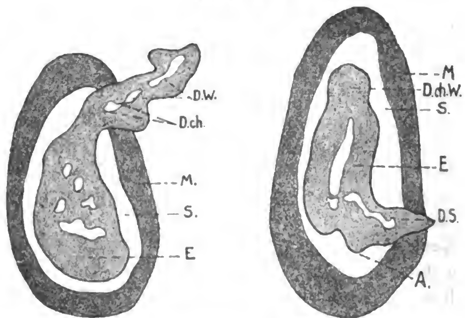
Zu dieser Zeit ist noch an keiner der Gangmündungen eine Papille zu sehen. Das Schleimhautepithel des Darmes setzt sich gleichsam gradeswegs in das des Santorinischen- und des Gallenganges fort (Fig. b). Das mesodermale Gewebe jedoch, das an den genannten Stellen die Grundlage der späteren Submucosa bildet, zeigt eine deutliche Verbreitung gegenüber den angrenzenden Theilen des Duodenums. Ein Blick auf das Präparat lässt erkennen, dass dieser Verbreiterung eine Ausweitung der bereits ziemlich deutlich angelegten Darmmuskelhaut entspricht (Fig. a, b).

Die Vereinigung zwischen Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus findet unmittelbar vor dem Eintritt beider in die Darmwand statt.

Die Maasse der Gänge während ihres Verlaufes durch die Submucosa des Darmes sind folgende:

Für den vereinigten Pankreas-Gallengang beträgt seine

Textfig. a, b.



a. Mündung des Ductus choledochus und des Ductus Wirsungianus.
b. Mündung des Ductus Santorini.

D.ch = Ductus choledochus, *D.W.* = Ductus Wirsungianus, *D.S.* = Ductus Santorini, *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel des Darmes und der Gänge, *A.* = Ausstülpung des Ductus Santorini, *D.ch.W.* = Mündung des vereinigten Pankreas-Gallenganges. Vergr. 1 : 100.

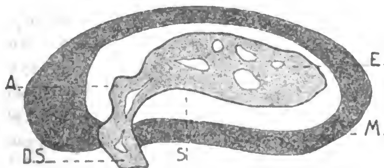
Breite 80 μ und seine Länge 120 μ, für den Ductus Santorini seine Breite ebenfalls 80 μ und seine Länge 110 μ; es besteht also diesbezüglich nur ein unbedeutender Unterschied zwischen beiden. Anders verhält es sich jedoch mit ihrer Form. Während der Erstere von ihnen überall gleich weit ist, lässt Letzterer deutlich ganz knapp vor seiner Mündung eine Ausstülpung erkennen. Dieselbe besitzt annähernd die Gestalt eines Kugelabschnittes und liegt auf der dem Ductus choledochus abgewendeten Seite. Ihre Höhe beträgt 40 μ, ihre grösste Breite 60 μ (Fig. 1).

Die Muskulatur des Duodenums lässt zu dieser Zeit wohl die äussere Muskelhaut und die Muscularis mucosae, aber noch keine deutliche Anlage der Musculi sphinct. erkennen, die späterhin in beiden Papillen zur Entwickelung gelangen und auch beim Erwachsenen daselbst zu finden sind [Letulle und Larrier (6,7), Helly (4)].

II. Embryo S_2, 14,5 mm gr. L. Bezüglich des Duodenallumens ist dasselbe zu sagen, wie über den vorigen Embryo; ein geringer Unterschied besteht nur insofern, als die erwähnten Lücken bereits grösser sind.

Auch jetzt lässt sich an keiner der beiden Mündungen etwas nachweisen, das die Bezeichnung einer Papille zuliesse; wohl aber ist die Verbreiterung der Anlage der Submucosa vielleicht noch deutlicher, als im vorigen Falle.

Textfig. c.



c. Mündung des Ductus Santorini.
D.S. = Ductus Santorini, *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel, *A.* = Ausbuchtung des Ductus Santorini. Vergr. 1 : 100.

Die Vereinigung des Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vollzieht sich während des Eintrittes beider in die Darmmuskelhaut.

Die Maasse der Gänge stellen sich, wie folgt:

Der Pankreas-Gallengang ist 50 μ breit und 130 μ lang, der Ductus Santorini 50 μ breit und 110 μ lang. Auch hier findet sich an demselben eine Ausstülpung (Fig. 2), welche der des vorigen Embryos an Gestalt ziemlich ähnlich ist und an der gleichen Seite des Ductus Santorini sitzt, wenn auch nicht so knapp vor dessen Mündung, wie die vorige, sondern etwa 20 μ davon evtfernt. Sie ist 40 μ hoch und 70 μ breit.

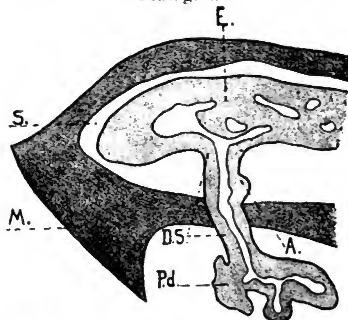
Bezüglich der Muskulatur gilt dasselbe, was beim vorigen Embryo gesagt wurde.

III. Embryo von 15 mm gr. L. Betreffs des Duodenums behält die für den Embryo S_2 gegebene Beschreibung auch hier ihre volle Gültigkeit.

Der Ductus choledochus und der Ductus Wirsungianus vereinigen sich im Bereiche der Darmmuskelhaut.

Der Pankreasgallengang ist 70 μ breit und 180 μ lang, der Ductus Santorini 60 μ breit und 120 μ lang. Er besitzt wieder eine Ausstülpung (Fig. d, 3), welche diesmal aber der an dem Ductus choledochus zugewendeten Seite liegt. Ihre Höhe beträgt 30 μ, ihre Breite 80 μ; von der Mündung des Ganges in den Darm ist sie etwa 40 μ entfernt, von der Muscularis dagegen nur etwa 10 μ.

Textfig. d.



d. Mündung des Ductus Santorini in den Darm. *P.d.* = Pankreas dorsale, *M.* = Muscularis des Duodenums, übergehen in die des Magens. *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel. *D.S.* = Ductus Santorini, *A.* = Ausstülpung desselben. Vergr. 1 : 100.

Die Muskulatur zeigt ausser einer, dem vorgeschrittenen Alter entsprechenden stärkeren Entwickelung nichts Bemerkenswerthes.

IV. Embryo R, 20 mm gr. L. Dieser Embryo weist gegenüber den bisher beschriebenen einen deutlichen Unterschied auf, indem er bereits an der hier in Betracht kommenden Stelle des Duodenums ein einheitliches Lumen zeigt. Dasselbe besitzt unregelmässig sternförmige Gestalt, was eine

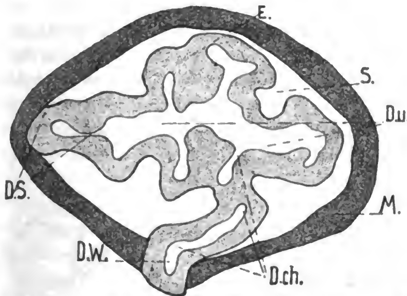
Folge der hier bestehenden Längsfaltung der Duodenalschleimhaut ist. Papillen sind aber noch immer nicht zu erkennen.

Der Ductus Wirsungianus vereinigt sich mit dem Ductus choledochus während des Durchtrittes durch die Muskulatur.

Der vereinigte Pankreas-Gallengang ist 80 μ breit und etwa 200 μ lang, der Ductus Santorini 80 μ breit und 170 μ lang. Die wieder vorhandene Ausstülpung desselben nimmt bezüglich ihrer Lage zum Ductus choledochus eine Mittelstellung ein, so dass sie weder auf der ihm zugekehrten, noch auf der von ihm abgewendeten Seite des Ductus Santorini liegt. Sie ist etwa 40 μ hoch und über 80 μ breit; ihre Entfernung von der Darmmündung beträgt über 90 μ. Sie reicht daher wieder bis hart an die Darmmuskelhaut. Letztere lässt Sphincterfasern noch immer nicht mit Sicherheit erkennen.

Ueberblicken wir die bisher untersuchten Embryonen, so ergiebt sich als allen gemeinschaftlicher Befund das Fehlen der Papillen und das Vorhandensein einer Ausstülpung am Ductus

Textfig. e.



e. Mündung des mit dem Ductus Wirsungianus = *D.W.* vereinigten Ductus choledochus = *D.ch.* und des Ductus Santorini = *D.S.* in das Duodenum = *Du.* *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel. Vergr. 1 : 100.

Santorini innerhalb der Darmschleimhaut, sowie das Fehlen jeder derartigen Ausstülpung am gemeinsamen Endstücke des Pankreas-Gallenganges. Die bemerkenswerthesten Eigenschaften derselben sind ihr mit dem zunehmenden Alter der Embryonen verbundenes

stetes Abrücken von der Mündung des Ganges gegen die Darmmuskelhaut, sowie eine gänzliche Regellosigkeit ihrer Lage gegenüber dem Ductus choledochus.

Aus dem Vergleiche der angeführten Maasse beider Gänge erkennt man weiter, dass anfänglich beide fast gleich stark entwickelt sind, dass der Ductus Santorini aber allmählich hinter dem anderen zurückbleibt.

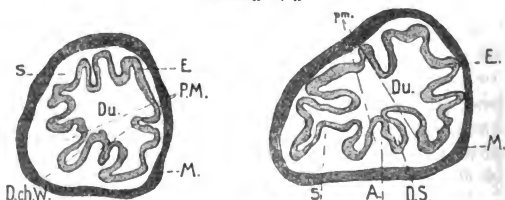
Ein Musculus sphincter lässt sich bisnun noch nirgends mit Sicherheit nachweisen.

Die jetzt folgenden Embryonen, die alle älter sind, als die bisher beschriebenen, besitzen bereits beide Papillen, sowie in denselben deutlich erkennbare Musculi sphinct. Dagegen lässt sich die an der Darmmuskelhaut früher vorhanden gewesene Ausbuchtung immer weniger nachweisen und verschwindet endlich ganz.

Ich will jedoch der Beschreibung der weiterhin von mir untersuchten Embryonen nicht vorgreifen, bei derselben mich gleichwohl aber einer gedrängteren Darstellungsweise befleissen, indem ich vornehmlich von genaueren Maassangaben Abstand nehme; denn die etwa gewonnenen Zahlen hätten bei der mit der zunehmenden Entwickelung immer grösser werdenden Mannigfaltigkeit des Baues der Papillen keinen besonderen Werth mehr.

V. Embryo S_1, 28,5 mm gr. L. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vereinigen sich innerhalb einer in das Duodenallumen vorspringenden Papille. Eine ähnliche, nur etwas kleiner, findet sich an der Mündung des Ductus Santorini. Der-

Textfig. f, g.



f. Mündung des vereinigten Pankreas-Gallenganges = *D.ch.W.*
g. Mündung des Ductus Santorini = *D.S.*
Du. = Duodenum, *P.M.* = Papilla maior, *p.m.* = Papilla minor, *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel, *A.* = Ausstülpung des Ductus Santorini. Vergr. 1 : 50.

selbe besitzt eine niedrige und nur undeutlich ausgeprägte Ausstülpung an der vom Ductus choledochus abgewendeten Seite in einiger Entfernung von der Mündung (Fig. f, g).

Die Darmmuskulatur erstreckt sich in ringförmiger Anordnung auf alle drei Gänge weiter (Fig. 4, 5), wodurch die Anlage der Musculi sphinct. gegeben ist. Auch vermag man die Muskelfasern selbst bereits deutlicher zu unterscheiden.

VI. Embryo von 39 mm gr. L. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vereinigen sich innerhalb der Papilla maior. In der Papilla minor befindet sich wieder eine Ausstülpung des Ductus Santorini, die in Mittelstellung zum Ductus choledochus — wie die des Embryo IV — etwas näher der Darmmuskelhaut als der Gangmündung (Fig. 6) gelegen ist.

Im Uebrigen bietet sich nichts dar, was einer besonderen Erwähnung bedürfte.

VII. Embryo von 45 mm gr. L. Die Vereinigung des Ductus choledochus mit dem Ductus Wirsungianus findet in der Papilla maior statt. Der Ductus Santorini besitzt in der Papilla minor zwei grössere, verzweigte Ausstülpungen und eine kleinere, unverzweigte, denen allen kleinste Pankreasalveolen aufsitzen. Sie liegen in ziemlicher Entfernung von der Gangmündung und reichen mehr oder minder nahe an die Darmmuskelhaut heran (Fig. 7), welche ebenso, wie die Musculi sphinct. eine, dem vorgeschrittenen Alter entsprechende Ausbildung zeigt und keine Ausbuchtung mehr erkennen lässt.

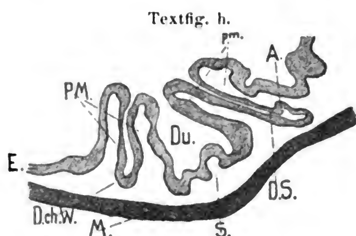
VIII. Embryo W, 51 mm gr. L. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vereinigen sich innerhalb der Papilla maior. Der Ductus Santorini besitzt zwar eine Ausstülpung auf der vom Ductus choledochus abgewendeten Seite; sie ist aber sehr klein (Fig. h), was umsomehr auffällt, als man mit Rücksicht auf den vorigen, jüngeren Embryo eine bedeutend stärkere Ausbildung derselben erwarten sollte.

Bezüglich der Muskulatur ist nichts Neues hinzuzufügen.

IX. Embryo v. 55 mm gr. L. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vereinigen sich innerhalb der Papilla maior (Fig. i).

Dieser Embryo ist insofern bemerkenswerth, als er oberhalb der Papilla maior noch zwei kleinere Papillen besitzt, die beide ungefähr in gleicher Höhe gelegen sind, und jede je einen aus dem Pankreas kommenden Ausführungsgang enthalten, ohne dass es mir

Textfig. h.



h. Papilla maior = *P.M.* und Papilla minor = *p.m.*

Du. = Duodenum, *D.ch.W.* = vereinigter Pankreasgallengang, *D.S.* = Ductus Santorini, *A.* = dessen Ausstülpung, *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel. Vergr. 1 : 50.

jedoch möglich wäre, zu entscheiden, welchen man als den eigentlichen Ductus Santorini anzusprechen hätte. An beiden Gängen findet man kleinste Pankreasdrüschen aufsitzen (Fig. k, l). Die dadurch bedingte Aehnlichkeit beider Papillen wird noch durch den Umstand erhöht, dass in ihrer Grösse keinerlei merkliche Unterschiede obwalten.

X. Embryo Z, 60 mm gr. L. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vereinigen sich innerhalb der Papilla maior. Der Ductus Santorini besitzt einige kleine Ausstülpungen und eine grössere, die sämmtlich in echte Pankreasdrüsen endigen.

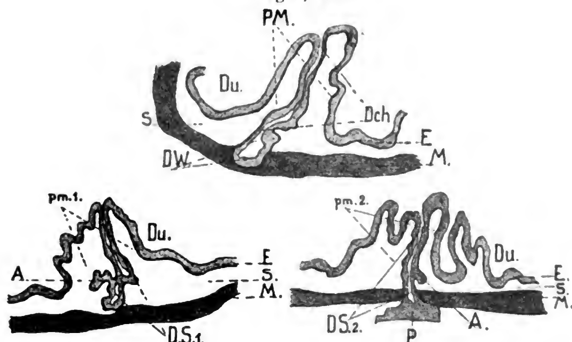
XI. Embryo von 80 mm gr. Länge. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus vereinigen sich innerhalb der Papilla maior. Die Papilla minor weist einige kleine in den Ductus Santorini mündende Pankreasläppchen auf, die in nächster Nähe der Muscularis gelegen sind. Ausserdem sieht man in beiden Papillen an den Gängen kleinste Ausbuchtungen ihrer Wandungen an verschiedenen Stellen, die, wie wir später sehen werden, offenbar als die ersten Anlagen der hier vorkommenden Schleimdrüsen betrachtet werden dürfen (Fig. m).

Die Musculi sphinct. sind um diese Zeit schon sehr gut entwickelt.

XII. Embryo von 90 mm gr. L. Die für den vorigen Embryo gegebene Schilderung trifft unter Berücksichtigung der vorgeschrittenen Entwickelung im Wesentlichen auch für diesen zu. So sind die Anlagen der Schleimdrüsen bereits sehr gut zu erkennen. Dagegen lassen sich, wie ich hervorheben will, deutliche Anlagen von Brunner'schen Drüsen noch nicht nachweisen.

Wir sind jetzt auf einer Entwickelungsstufe angelangt, zu deren Zeit beide Papillen alle jene Gewebe enthalten, die, wie

Textfig. i, k. l.



i. Papilla maior = *P.M.* mit der Vereinigung des Ductus choledochus = *D.ch.* mit dem Ductus Wirsungianus = *D.W.*.

k. l. Beide kleineren Papillen = pm_1, pm_2 und die daselbst mündenden Gänge = *D.S*$_1$., *D.S*$_2$.

Du. = Duodenum, *P.* = Pankreas, *A.* = Ausstülpungen der Gänge, *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel. Vergr. 1 : 50.

ich schon eingangs bemerkte, als mit den Gangmündungen zusammengehörig betrachtet werden müssen. Bei den nun folgenden Embryonen höheren Alters zeigen die Papillen einen von einander verschiedenen Entwickelungsgang. Während die Papilla maior im Allgemeinen gleichmässig weit wächst, entsprechend der fortschreitenden Entwickelung der in ihr gelegenen Gebilde, beginnt die Papilla minor immer mehr und mehr jene Mannigfaltigkeit des inneren und äusseren Baues zu zeigen, die ihr auch späterhin beim Erwachsenen zukommt und wohl grösstentheils als Folge der an dem Ductus Santorini und seinen Drüsenanhängen auftretenden Entwickelungs- und Rückbildungsvorgängen aufgefasst werden darf.

Es gelangten noch zur Untersuchung zwei Embryonen aus der zweiten Hälfte des IV. Monates, einer aus dem Anfange des V. Monates, fünf aus dem VI. Monate und einer aus dem Ende des VII. Monates.

Bei allen diesen Embryonen, mit Ausnahme eines einzigen aus dem Ende des VI. Monates, fand ich in der Papilla minor Pankreas- und Schleimdrüsen. Dieser erwähnte eine Embryo

Textfig. m.

m. Papilla maior = *P.M.* ungefähr quergeschnitten, Papilla minor = *p.m.* ungefähr längsgeschnitten.

D.M. = Ductus choledochus, *D.W.* = Ductus Wirsungianus, *D.S* = Ductus Santorini, *M.SP.*, *m.sp.* = Musculus sphincter, *s.* = Anlagen der Schleimdrüsen, *Du.* = Duodenum, *M.* = Muscularis, *S.* = Submucosa, *E.* = Epithel. Verg. 1:50.

wies nur Schleimdrüsen, jedoch keine Pankreasdrüsen auf. Letztere waren in den anderen Fällen verschieden stark ausgebildet. Zuweilen reichten sie bis in die unmittelbarste Nähe der Schleimhautoberfläche, doch konnte ich eine Nebenmündung neben der des Ductus Santorini nirgends mit Sicherheit beobachten, wie ich dies beim Erwachsenen wohl (l. c.) zu thun imstande war.

Die Vereinigung des Ductus choledochus mit dem Ductus Wirsungianus erfolgte in den beobachteten Fällen immer in der Papilla maior. In derselben vermochte ich nie echte Pankreasdrüsen nachzuweisen. Ich hebe dies mit Rücksicht auf die oben erwähnten Befunde Pilliets (l. c.) hervor. Gleichwohl ist es nicht ausgeschlossen, dass bei entsprechenden Untersuchungen an einem noch grösseren Materiale sich gelegentlich ähnliche Befunde machen lassen dürften. Jedenfalls geht aber daraus hervor, dass echte Pankreasdrüsen in der Papilla maior nur zu den besonderen Ausnahmen zählen.

Die Brunner'schen Drüsen, die ich bei dem aus dem Anfange des V. Monates stammenden Embryo bereits deutlich angelegt fand, haben an der Bildung der Papillen keinen besonderen Antheil, da sie in denselben überhaupt nicht zu finden sind, und

bloss an deren seitlichen Abhängen in mässig starker Ausbildung getroffen werden.

Die Musculi sphinct. bieten ähnliche Bilder dar, wie ich sie bereits für den Erwachsenen (l. c.) gegeben habe.

Hiermit hätte ich den beschreibenden Theil meiner Arbeit beendet und kann mich nun der Beantwortung der eingangs aufgestellten Fragen zuwenden.

Als Erklärung für das gegensätzliche Verhalten der Papilla minor gegenüber der Papilla maior bezüglich der in ihr gelegenen Pankreasdrüsen dürfte meiner Ansicht nach die verschiedene Entwickelung der Mündungen beider Pankreasausführungsgänge anzusehen sein. Während nämlich der Ductus Santorini vom ersten Anbeginne seiner Entstehung an an jener Stelle mündet, die der späteren Papilla minor (Santorini) entspricht, soll nach den diesbezüglichen Angaben Hamburgers (l. c.) der Ductus Wirsungianus zunächst in einiger Entfernung vom Ductus choledochus in das Duodenum münden. Allmählich rücke er dann an diesen heran und vereinige sich mit demselben.

Laguesse (5) lässt allerdings die ventrale Anlage gleich von ihrer Entstehung an als Ausstülpung des Ductus choledochus erscheinen und befindet sich somit in einem gewissen Gegensatze zu Hamburger.

Die Richtigkeit dieser, theilweise widersprechenden Angaben nachzuprüfen, hatte ich keine Gelegenheit[1]); wohl aber geht aus meinen Aufführungen der Mündungsverhältnisse in der Papilla maior ein Umstand hervor, der sich mit den von Beiden gegebenen Schilderungen des Entwicklungsvorganges wohl in Einklang bringen lässt und mir geeignet erscheint, auch selbst wieder als Erklärung für das genannte Verhalten zu dienen.

---

1) Als die Arbeit dem Drucke bereits übergeben war, erhielt ich durch die dankenswerthe Freundlichkeit des Herrn Doc. Dr. H. Rabl einen Embryo von 11 mm Steissscheitellänge (über die Krümmung gemessen) zur Durchsicht. Ich werde auf denselben in einer demnächst erscheinenden Arbeit noch zurückkommen und will hier nur bemerken, dass bei ihm die ventralen Anlagen, ganz übereinstimmend mit der von Laguesse gegebenen Beschreibung, von dem Ductus choledochus abgehen. Dem Ductus Santorini sitzt eine auf das Darmepithel übergreifende Ausstülpung auf.

Letulle und Larrier (l. c.) haben beim Erwachsenen als Regel gefunden, dass der Ductus choledochus und der Ductus Wirsungianus sich erst während ihres Verlaufes durch die Papille in verschiedener Entfernung von der Mündung zu einem einzigen Gange vereinigen. Ausnahmsweise findet diese Vereinigung Beider bereits vor ihrem Eintritte in die Darmwand statt. Vergleichen wir nun die Befunde an den oben geschilderten Embryonen, so zeigt sich, dass der jüngste ebenfalls das letzterwähnte Verhalten zeigt. Bei den nächstfolgenden älteren Embryonen rückt die Vereinigung beider Gänge allmählig in die Muskulatur und von da immer mehr in die Papille hinein. In dem verschiedenen Grade, bis zu dem dieses Vorrücken stattfindet, und in dem etwaigen vollständigen Unterbleiben desselben mag man vielleicht den Grund suchen für die von den Genannten beschriebenen verschiedenen Mündungsformen beider Gänge.

Die Verschiedenheit in der Entwickelung beider Pankreasgänge gibt aber auch eine hinreichende Erklärung dafür ab, dass in der Papilla maior fast nie, in der Papilla minor dagegen so häufig echtes Pankreasgewebe enthalten ist. Zu jener Zeit eben, in der man am Ductus Santorini die erste Ausstülpung innerhalb der Duodenalwand findet, liegt der Ductus Wirsungianus noch gar nicht in derselben. Im Verlaufe der weiteren Entwickelung wächst, wie wir sahen, vornehmlich das Endstück des Ductus Santorini, und seine erwähnte Ausstülpung rückt dadurch immer mehr und mehr von der Mündung gegen die Darmmuskelhaut ab. Legt man nun an den Ductus Wirsungianus denselben Massstab an, so ergiebt sich, dass die letzten ihm vor seiner Mündung zustossenden Pankreasdrüsen noch ausserhalb der Darmmuskelhaut gelegen sein müssen, bestenfalls in dieser selbst liegen können, was auch thatsächlich durch die Befunde an den von mir untersuchten Präparaten, mögen sie nun von Embryonen oder von Erwachsenen stammen, bestätigt wird.

Diese Erklärung erscheint umso wahrscheinlicher, als sich ja beim Embryo IX in den beiden kleineren Papillen Pankreasdrüsen finden, woraus ebenfalls hervorzugehen scheint, dass ihre, wenn auch so häufige Anwesenheit in der Santorinischen Papille durchaus nicht als eine besondere Eigenthümlichkeit derselben aufgefasst werden muss. Sie begreift sich vielmehr ganz ungezwungen als eine lediglich Folge des Unterschiedes, der zwischen

der Entwickelung des Ductus Santorini und des Ductus Wirsungianus in Betreff ihrer Mündungen besteht.

Woher kommt es aber, mag man nun fragen, dass in der Papilla maior ebenfalls, wenn auch nur selten, echte Pankreasdrüsen vorkommen sollen? Die Richtigkeit dieser Befunde vorausgesetzt, ist eine doppelte Erklärung möglich, je nachdem Hamburger oder Laguesse mit ihren Angaben über die Entwickelung der ventralen Anlage Recht haben. In letzterem Falle müssen wir annehmen, dass die Mündung des Ductus Wirsungianus gelegentlich bis an die Spitze der Papilla maior hinausrücke und sohin in derselben Platz werde für die Entstehung von Pankreasdrüsen. In ersterem Falle wäre sowohl diese Annahme möglich, als auch eine zweite, dass nämlich in seltenen Fällen die Vereinigung des Ductus Wirsungianus mit dem Ductus choledochus überhaupt unterbliebe, und beide Gänge gesondert nebeneinander in der Papilla maior mündeten, für deren Weiterentwickelung also gleiche Verhältnisse, wie in der Papilla minor beständen.

In ähnlicher Weise liessen sich dann auch jene sicher beobachteten Fälle erklären [Zuckerkandl in Osers: Pankreas, Nothnagel (8)], in denen beide Gänge an räumlich von einander getrennten, „papillenartigen Vorsprüngen der Schleimheit des Duodenums" mündeten.

Endlich ist es ja nicht ausgeschlossen, dass beide Beobachter Recht haben, indem Einem von ihnen eine jener selteneren Bildungen vorlag, wie sie in der Entwickelung der Bauchspeicheldrüsen zweifelsohne vorkommen. Ich muss mich jedenfalls, mangels eigener Untersuchungen über diesen Gegenstand, damit begnügen, festzustellen, dass ich weder beim Embryo, noch beim Erwachsenen je selbst in der Lage war, Pankreasgewebe in der Papilla maior, zwischen Muscularis und Mucosa, nachweisen zu können.

Andererseits bildet die Anwesenheit von echten Pankreasdrüsen in der Papilla minor, wie wir gesehen haben, keineswegs eine unumstössliche Regel. Während ich sie beim Erwachsenen in ungefähr der Hälfte aller untersuchten Fälle nachweisen konnte (l. c.), finde ich sie bei obigen zweiundzwanzig Embryonen zwanzigmal und nur einmal nicht. Die Ausbildung dieser Pankreasläppchen ist eine ungemein wechselnde; auch scheint es nicht ausge-

schlossen, dass dieselben, wenn sie einmal angelegt waren und eine gewisse Entwickelungsstufe erreicht haben, sich im späteren Embryonalleben wieder zurückbilden können. Ich stütze diese Vermuthung darauf, dass sie, wie eben gezeigt, beim Erwachsenen verhältnissmässig viel öfter fehlen, als beim Embryo, und weiter darauf, dass der eine Embryo, bei dem ich sie nicht aufzufinden vermochte, aus dem Ende des VI. Monates stammte. Auch Befunde, wie der am Embryo W gemachte, lassen sich hier anreihen.

Es erübrigt noch, die Vorgänge zu besprechen, die zur Bildung der Duodenalpapillen führen.

Den ersten Anstoss hierzu gibt wohl, wie ich glaube mit Recht annehmen zu können, das Längenwachsthum der Darmenden aller drei Gänge. Indem dasselbe der Dickenzunahme der Darmwand um ein Beträchtliches vorauseilt, kommt es zuzunächst zu einer Ausbuchtung der Anlage der Darmmuskelhaut, und späterhin, nachdem diese widerstandskräftig genug geworden ist, muss die Schleimhaut nachgeben. Thatsächlich fällt dieser Zeitpunkt zusammen mit dem ersten deutlicheren Auftreten der einzelnen Faserzüge der Darmmuskulatur, sowie mit dem der Musculi sphinct. Dass aber ein derartiges starkes Längenwachsthum der Gangenden in Wirklichkeit besteht, geht sowohl aus den angeführten Maassen, wie auch aus dem fortgesetzten Abrücken der in der Papilla minor gelegenen Ausstülpung des Ductus Santorini von dessen Mündung hervor.

Andererseits erklärt ein Ausbleiben dieses Wachsthumsvorganges auf die natürlichste Weise das Zustandekommen eines Divertikels an Stelle der Papilla maior, worüber Letulle und Larrier ebenfalls (l. c.) einige Angaben gemacht haben. Es ist eben, wie aus den Befunden an den vier jüngsten Embryonen hervorgeht, das Nichtvorhandensein der Papillen der ursprüngliche Zustand.

Den Schleimdrüsen, die sich wohl früher, als die Brunnerschen Drüsen, dagegen aber in einem viel späteren Zeitpunkte, als alle übrigen Gewebe in den Papillen anlegen, kommt wohl nur eine ganz nebensächliche Wirkung auf die Grösse derselben zu.

Kurz zusammengefasst ergibt sich also folgendes:

1. Das beim Erwachsenen in der Papilla minor vorkommende Pankreasdrüsengewebe legt sich beim Embryo schon in sehr früher Zeit an, noch bevor die Papille selbst erscheint.

2. Seine Anwesenheit an dieser Stelle im Gegensatze zur Papilla maior erklärt sich aus dem verschiedenen Entwickelungsvorgange, der zwischen dem Ductus Santorini und dem Ductus Wirsungianus in Betreff ihrer Mündungen besteht.

3. Das Auftreten beider Papillen fällt zusammen mit dem deutlicheren Hervortreten der Faserzüge der Darmmuskulatur, sowie mit dem der Musculi sphinct.

4. Die Ursache für das Wachsthum der Papillen dürfte mechanisch gegeben sein durch das starke Längenwachsthum der in ihnen gelegenen Gangenden.

Zum Schlusse spreche ich meinem hochverehrten Chef und Lehrer, Herrn Hofrath Prof. Dr. E. Zuckerkandl für die mir zu Theil gewordene Unterstützung meinen wärmsten Dank aus.

Literatur-Verzeichniss.

1. Hamburger, Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anz. Bd. VII. 1892.
2. Helly, Beiträge zur Anatomie des Pankreas und seiner Ausführungsgänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898.
3. Derselbe, Der accessorische Ausführungsgang des Pankreas. Verhandlungen d. physiol. Clubs zu Wien. H. 23. 1899.
4. Derselbe, Die Schliessmuskulatur an den Mündungen des Gallen- und der Pankreasgänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIV. 1898.
5. Laguesse, Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents. Journ. de l'Anat. Physiol. A. 30. 1894.
6. Letulle, Maurice et Nattan Larrier. Région vatérienne du duodénum et ampoule de Vater. Bull. d. l. Soc. Anat. Paris. Année 73. Sér. 5. T. XIII. 1898.
7. Dieselben, L'ampoule de Vater: étude anatomique et histologique. Arch. d. sc. méd. T. IX. 1898.
8. Nothnagel, Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie XVIII. Bd. II. Th. (Oser, Die Erkrankungen des Pankreas: Zuckerkandl. Anatomische Einleitung.) 1898.
9. Pilliet, Sur la structure de l'Ampoule de Vater. C. R. d. l. soc. d. biol. T. IV (Sér. 10, T. I). 1894.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII.

P.Pd. = Pankreas dorsale, *A.* = Ausstülpung des Ductus Sant., *D.S.* = Ductus Santorini, *M.* = Muscularis, *D.W.* = Ductus Wirsungianus, *E* = Epithel, *D.ch.* = Ductus choledochus, *Du.* = Duodenum, *M.SP.m.sp.* = Musculus sphincter, *p.m.* = Papilla minor.

Die Figuren 1, 3, 5 und 6 sind nach Born'schen Wachsplattenmodellen gezeichnet und geben dieselben in natürlicher Grösse wieder.

Fig. 1. Embryo KS. Man sieht die Ausstülpung des Ductus Santorini. Die Darstellung dieses und der anderen Modelle erfolgte derart, dass die Submucosa entfernt gedacht wurde. Vgr. 1:100.

Fig. 2. Embryo S_2. Man sieht die Einmündungsstelle des Ductus Santorini in das Duodenum, sowie die dem ersteren aufsitzende Ausstülpung. Eine Papille ist nicht vorhanden. Der Musculus sphincter ist auch noch nicht zu erkennen. Vergr. 1 : 200.

Fig. 3. Embryo von 15 mm gr. L. Man erkennt, dass die Ausstülpung des Ductus Santorini bereits merklich von der Mündung des Ganges gegen die Muscularis abgerückt ist. Vergr. 1 : 100.

Fig. 4. Embryo S_1. Ductus choledochus und Ductus Wirsungianus liegen nebeneinander in der Papilla maior. Sie sind von einem deutlichen Musculus sphincter umgeben. Auch die Faserung der Muscularis ist gut kenntlich. Vergr. 1 : 200.

Fig. 5. Derselbe Embryo. Man sieht den Ductus Santorini unmittelbar nach seinem Durchtritte durch die Muscularis, ebenfalls von einem deutlichen Musculus sphincter umgeben. Vergr. 1 : 200.

Fig. 6. Embryo von 39 mm. Der stark geknickte Ductus Santorini trägt eine Ausstülpung und mündet durch eine gut entwickelte Papille. Vergr. 1 : 100.

Fig. 7. Embryo von 45 mm. Die Spitze der Papilla minor ist abgeschnitten. Man erkennt in dieser den Ductus Santorini mit zwei grösseren Ausstülpungen und einer kleineren. Alle tragen kleinste Pankreasalveolen. Vergr. 1 : 100.

Zur Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des thierischen Embryo.

Von

Oskar Schultze.

In der zwischen Roux und mir schon früher geführten und vor kurzem wieder aufgenommenen Diskussion über die Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies besteht nur dann Aussicht auf Klarheit, wenn die Fragestellung besser im Auge behalten wird, als dies bisher im allgemeinen und besonders in der letzten Entgegnung Roux's[1]) geschehen ist. Die Frage ist zur Zeit nicht die, ob die Schwerkraft an sich in diesem Falle auf irgend eine nicht näher ausgesprochene oder unbekannte Weise die Gestaltung beherrscht und als solche für die Entwicklung „nöthig" ist, sondern sie lautet: Ist für die normale Entwicklung des Froscheies unter den vorhandenen Bedingungen die eine das Ei in der Richtung seiner Hauptaxe treffende Richtung der Schwerkraft ein nothwendiger Faktor oder nicht?

Die erste Frage kommt deshalb nicht in Betracht, weil sie überhaupt nicht zu entscheiden ist; sie wäre es nur, wenn wir die Eier irgendwo beobachten könnten, wo keine Schwerkraft wirkt. Das ist aber auch experimentell unausführbar. Bei der hohen Bedeutung jedoch, welche der Schwerkraft in dem ganzen Kosmos und besonders auf pflanzlichem Gebiet durch ihre der bekannten physikalischen Wirkung völlig fremde und unerklärte, das Wachsthum beeinflussende Reizwirkung zukommt, muss es als eine hochgradige Ueberschätzung des heutigen Standes menschlichen Wissens und Könnens bezeichnet werden, wenn man mit Roux behauptet, die Schwerkraft sei für die thierische und pflanzliche Entwicklung „unnöthig".

Die zweite Frage ist dagegen experimenteller Prüfung leicht

1) Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. IX, Heft 3. Der Ton der Roux'schen Polemik richtet sich immer noch selbst.

zugänglich. Denn wir können das Ei in eine Lage bringen, in welcher die Schwerkraft **nicht** in der Richtung der Hauptaxe auf das Ei wirkt, sondern mit dieser einen Winkel zwischen 0° und 180° bildet.

Nachdem Pflüger durch seine Abhandlungen [1]) dieses Arbeitsgebiet eröffnet hatte, folgten die Arbeiten von Roux [2]), O. Hertwig [3]) und Born [4]), denen ich eine Anzahl von Mittheilungen [5]) anschloss. Der Stand der obigen zweiten Frage ist jetzt der, dass ich jene bestimmte, wenn auch nicht fortwährende, Richtung der Schwerkraftwirkung auf das Ei für nothwendig erklärt habe, während Roux das Gegentheil behauptet. Um dem Leser ein Urtheil zu ermöglichen, werde ich zunächst meine Gründe darlegen und darnach die gemachten Einwände besprechen.

Der Wunsch auf diesem Gebiete bald einmal objektive Nachuntersucher zu finden und der Umstand, dass eine zusammenfassende allgemein verständliche Darstellung meiner langjährigen Untersuchungen fehlt, mag die folgenden Zeilen nicht überflüssig erscheinen lassen.

Meine Auffassung.

Vorbemerkungen. Die kugelförmigen Eier des gemeinen Frosches (Rana fusca) sind an ihrer Oberfläche ungefähr zu zwei Dritttheilen schwarz und einem Dritttheil weiss gefärbt. Man kann demnach einen schwarzen und einen weissen Pol unterscheiden; die Verbindungslinie der beiden Pole ist die Eiaxe. Die dickflüssige Eisubstanz besteht im Bereich des schwarzen Theiles aus leichterer, besonders in der Peripherie stark pigmentirter Masse; der helle Theil dagegen ist schwerer und fast pigmentfrei. Dieser Unterschied ist dadurch bedingt, dass von dem schwarzen nach dem weissen Pole hin im allgemeinen die leichteren protoplasmatischen Sub-

1) Arch. für d. ges. Physiologie Bd. XXXI, XXXII und XXXIV.

2) Breslauer ärztliche Zeitschr. No. 6. 1884.

3) Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena. Gustav Fischer 1884.

4) Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 24.

5) Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg Bd. 28. 1894. Sitzungsber. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg. 1894 und 1897. Verhandl. der anatom. Gesellsch. in Strassburg 1894 und Gent 1897. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 55. 1899.

stanzen abnehmen, die schwereren, aus Dotterkörnern bestehenden in dem Protoplasma schwebenden Nährmaterialien dagegen zunehmen, und zwar sowohl durch Grössenzunahme der einzelnen Dotterkörner, als durch dichtere Zusammenlagerung derselben. Der Kürze halber sprechen wir von schwarzem, d. h. leichterem und von weissem, d. h. schwererem Dotter, wobei zu beachten ist, dass eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht vorhanden ist. Ebensowenig gibt es eine scharfe Trennung zwischen der Gesammtmasse des Eies und der äussersten etwas festeren Rindensubstanz.

Schwebt das Ei in einer geeigneten Flüssigkeit, so liegt der helle Pol natürlich immer oben; das Ei befindet sich in stabiler Gleichgewichtslage. Sobald wir es aus seiner Lage bringen, kehrt es immer wieder in die ursprüngliche Lage zurück. In dieser Lage steht das Ei unter „normaler“ Wirkung der Schwerkraft; trifft dagegen die Schwerkraft die Eiaxe unter einem Winkel, so steht das Ei unter „abnormer“ Schwerkraftwirkung.

Die Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des Eies ergiebt sich aus folgenden Beobachtungen und Versuchen:

1.

Solange die Eier in dem Eierstock verweilen, sind sie unbeweglich durch bindegewebige Fixation, und ihre Eiaxen bilden die verschiedensten Winkel mit der Richtung der Schwerkraft. Da in dem Protoplasma der Eizellen an dem hellen Pol die specifisch schwereren, an dem dunklen die specifisch leichteren Dottersubstanzen liegen, so könnte man erwarten, dass, sobald diese Struktur in den Eiern zur Ausbildung gekommen ist, unter der festeren Rindensubstanz der Eier die schweren Substanzen sich nach abwärts, d. h. mit Bezug auf den Frosch ventralwärts, die leichtern sich aufwärts (dorsalwärts) bewegten. Ein derartiger Einfluss der Schwerkraft findet jedoch nicht statt. Die hellen Pole mögen in dem Ovarium selbst bei monatelanger Ruhelage des Frosches im Winter hierhin oder dorthin gerichtet sein, immer bleibt die typische Anordnung der Dottermassen in dem Ei erhalten. Sie ist durch die von der Schwerkraft nicht (sichtbar) beeinflusste Organisation bezw. Beschaffenheit des Eies selbst bedingt.

Ganz anders verhält sich das Ei, sobald es den Eierstock und das Mutterthier verlassen hat und befruchtet worden ist. Sorgt man jetzt nach Pflüger's Vorschrift durch unvollkommene Quellung der Gallerthülle des Eies, dass die Eier derart liegen bleiben, dass die Schwerkraft wieder, wie in dem Eierstock, die Eiaxen unter allen möglichen Winkeln trifft, so sinkt, wie zuerst Born gezeigt hat, in allen Eiern, bei denen der helle Pol nicht nach unten gerichtet ist, unter der festeren Rinde der schwere weisse Dotter schon vor Ablauf einer Stunde nach abwärts, während der schwarze Dotter an der entgegengesetzten Seite aufsteigt. So wird also jetzt unter dem abnormen Einfluss der Schwerkraft eine totale Umordnung der specifisch verschieden schweren Eisubstanzen vollzogen, welche die im Eierstock aufgebaute Struktur des Eies bis zu einem gewissen Grade zerstört. Sie bleibt natürlich aus, wenn man die Eier von vorneherein mit nach unten gerichtetem hellem Pol, also bei normaler Schwerkraftwirkung, fixirt. Hieraus folgt, dass jene Eigenschaft, welche die typische Anordnung der Eisubstanzen in dem Eierstocksei ohne Rücksicht auf die Wirkung der Schwerkraft bedingt und bis zur Befruchtung erhalten hat, dem befruchteten Ei fehlt.

Aber das Ei braucht genau die von dem Mutterthier überlieferte Struktur, wenn aus ihm ein regelrechter Frosch werden soll. Allerdings können aus einem befruchteten Ei, in welchem diese Struktur nach künstlicher Schiefstellung der Eiaxe durch abnorme Schwerkraftwirkung zunächst eine Umordnung erfuhr und sich dann annähernd normal wiederherstellte, wie Pflüger zeigte, normal erscheinende Kaulquappen entstehen. Das ist aber nur dann der Fall, wenn die immer die Rückkehr zur Norm erstrebende regulatorische Thätigkeit des Eies den Schaden allmählich wieder auszugleichen in Stand gesetzt wird.

Unmittelbar nach der Eiablage und der Befruchtung bilden nun alle Eiaxen die verschiedensten Winkel mit der Richtung der nun abnorm angreifenden Schwerkraft. Die Eier befinden sich also alle in einer der Erhaltung ihrer normalen Struktur in hohem Grade ungünstigen Lage. Wer aber rettet das gleichsam in diesem Augenblick hülfslos da liegende Ei? Sie, die jetzt allein von allen Kräften dem Ei die angeborene Struktur zu erhalten

vermag, die Schwerkraft. Und es ist nur ein Weg, auf dem sie es vermag: Sie muss das ganze Ei so lagern, dass ihre Richtung mit der Eiaxe zusammenfällt. Und so geschieht es: Gleich nach der Befruchtung beginnt das Ei zwischen seine mit der Schleimhülle verklebte Dotterhaut und seine Oberfläche eine farblose Flüssigkeit, das Perivitellin, auszuscheiden. Diese nimmt schnell zu und ermöglicht, dass sofort alle Eier in ihren Hüllen frei beweglich werden und sich so, der angeborenen Vertheilung ihrer verschieden specifisch schweren Substanzen genau entsprechend, unter den normalen Einfluss der Schwerkraft stellen können. Wenn die Ausscheidung des Perivitellins unterbliebe, so würde die nun an den regellos angeordneten Eiaxen unter verschiedensten Winkeln abnorm angreifende Schwerkraft die vorgebildete Anordnung der Eisubstanzen schonungslos zerstören und dadurch, wie das Experiment beweist, die Entwicklung in abnorme Bahnen lenken. Es würde keine Frösche mehr geben. Diese Erscheinung erinnert an die Thatsache, dass aus dem auf die Erde fallenden Samenkorn unter den vorhandenen Bedingungen nie eine Pflanze würde, wenn nicht die zur Hülfe kommende Schwerkraft die Wurzel ebenso sicher in das Erdreich wie den Spross in die Luft leitete.

Indem also die Schwerkraft, unterstützt durch die Ausscheidung des Perivitellins von Seiten des Eies, das Ei richtig einstellt, übernimmt sie die hochbedeutsame Rolle, die für die normale Entwicklung des Froscheies nöthige, dem Ei von Natur gegebene typische Anordnung seiner Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht zu erhalten. Das kann allein die normale Schwerkraftwirkung.

2.

Ich habe nun weiterhin unter Anschluss an Pflüger, Born und Roux, die schon ähnliche Beobachtungen gemacht hatten, gezeigt, dass, wenn ein zunächst unter normaler Gravitationswirkung stehendes Ei, nachdem die Entwicklung normal begonnen hat, für genügend lange Zeit unter abnorme Schwerkraftwirkung gebracht wird, es auch jetzt unter Entstehung von Missbildungen der mannigfachsten Art — die interessantesten sind die Doppelbildungen — zu Grunde geht. Es gibt kein Mittel zur Erzeugung von Missbildungen, dass an

Verzerrung normaler Form auch nur eine annähernd gleiche Vielseitigkeit liefert, als die abnorme Schwerkraftwirkung. Der Grad der Missbildung ist direkt proportional der Grösse des Winkels, welchen die Vertikale mit der Eiaxe macht. Hieraus habe ich geschlossen: Weil die Ausschaltung der normalen Gravitationswirkung die Entwickelung schädigt, bildet diese Wirkung einen für normale Entwickelung nothwendigen Faktor. Ich habe diesem Schluss eine eingehende Behandlung zu Theil werden lassen, weil es sich zugleich darum handelte, die durch Pflüger's bekannte, Aufsehen erregende Arbeiten unberechtigter Weise eingeschlichene Vorstellung als unrichtig zu erweisen, dass das Amphibienei sich in sogenannter fester Zwangslage entwickeln könne. Bei dieser ist infolge mangelhafter Quellung der Eihülle oder Pressung zwischen parallelen Glasplatten die Drehfähigkeit des Eies in den Hüllen aufgehoben. Diese Fähigkeit bezweckt aber zweierlei: Erstens stellt sich durch sie das Ei nach störenden äusseren Einwirkungen (Erschütterungen u. s. w.) immer wieder in die der normalen Vertheilung der verschieden schweren Eisubstanzen entsprechende Gleichgewichtslage ein, und zweitens ermöglicht sie es, dass das Ei, dessen Schwerpunkt im Laufe der Entwicklung durch innere Massenumlagerungen eine häufige Verschiebung erleidet, diesen durch entsprechende Totalrotationen so begegnen kann, dass es immer wieder die stabile [1]) Gleichgewichtslage gewinnt.

Warum aber erscheint auch noch, nachdem die Entwickelung begonnen hat, die normale Gravitationswirkung als nothwendiger Faktor? Weil auch jetzt noch die typische Anordnung der Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht innerhalb des Eies von der normalen Schwerkraftwirkung beherrscht wird.

Das folgt aus dem, was ich früher über die Bedeutung der Wirkung der Schwerkraft auf den Inhalt der ersten Em-

1) Die Worte Roux's der Zusatz „stabil" sei unzutreffend und überflüssig, „um so mehr als die Gleichgewichtslage der Eier und Embryonen oft sehr labil ist" beruhen sowohl auf mangelhafter mechanischer Deckungsart als auf embryologischer Unkenntniss (s. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. IX, S. 479).

bryonalzellen (Furchungskugeln) mitgetheilt habe und was ich hier wiederhole. Jeder, der ein gefurchtes Ei des Frosches im Durchschnitt gesehen, weiss, dass die typische aus dem Eierstock stammende Anordnung des leichten schwarzen und des schweren weissen Dotters sich auch während der Furchung erhält. Das geschieht aber nur, solange das Ei in normaler lotrechter Stellung sich befindet. Denn von dem Augenblicke an, in welchem wir die Schwerkraft durch Fixation des zwei- oder mehrfach getheilten Eies in schiefer Lage der Eiaxe abnorm angreifen lassen, tritt in kurzer Zeit in den Zellen eine der nunmehrigen Wirkung der Schwerkraft entsprechende neue und abnorme Vertheilung der leichten und schweren Substanzen ein, und — nur dann, wenn die Schwerkraftrichtung mit der Eiachse zusammenfällt, erhält sich die normale Struktur der ersten Furchungszellen. Das sehen wir unmittelbar, wenn das Ei in abnorme Lage gebracht wird, aus der durch die Neuanordnung der Massen bedingten, alsbald auftretenden Vermischungen des weissen und schwarzen Dotters. Die Schnittuntersuchung bestätigt den makroskopischen Befund genau so, wie dies Born von dem befruchteten Ei zuerst beschrieben hat.

Jetzt habe ich noch den oben ausgesprochenen Satz zu rechtfertigen, dass die Aufhebung der Beweglichkeit des Eies in den Hüllen, d. h. die feste Zwangslage des Eies, die Entwickelung stört oder unterbricht.

Die Prüfung der Zwangslage. Der Grad der Beschränkung der Drehfähigkeit hängt ab von dem Quellungszustand der Hüllen. Ist dieser derart, dass das Ei überhaupt noch Beweglichkeit in den Hüllen zeigt, so spreche ich von unvollkommener Zwangslage; ist jede Beweglichkeit aufgehoben, so ist die Zwangslage vollkommen oder fest. Um die Zwangslage zu prüfen, dreht man natürlicherweise die zunächst in Normalstellung entwickelten Eier mit der Unterlage, an der sie ankleben, herum und wartet ab, ob Rückdrehung der Eier erfolgt oder nicht. Es hängt von dem Quellungsgrad der Hüllen ab, wann diese erfolgt oder ob sie ganz unterbleibt.

Nachdem ich längere Zeit mit der gewöhnlich geübten Methode des tropfenweisen Wasserzusatzes zu den Eiern oder des Verdunstenlassens des Wassers aus den anfangs stärker gequollenen Hüllen gearbeitet hatte, wandte ich, in dem Wunsche,

dem Nachuntersucher ganz bestimmte, leicht controllirbare Vorschriften zu geben, eine bessere Methode an, den erforderlichen verschiedenen Quellungsgrad der Hüllen zu erreichen. In dieser Beziehung verweise ich auf meine vor kurzem erschienene Arbeit (Archiv für mikr. Anat. Bd. 55, S. 202) und bemerke für das Verständniss nur folgendes: Die dem Uterus entnommenen und auf Glasplatten in Normalstellung (mit hellem Pol nach unten) angeklebten Eier werden der Quellung im Wasser in Zeiträumen unterworfen, die zwischen wenigen Sekunden und mehreren Stunden liegen und dann in dichter feuchter Kammer bei bestimmter Temperatur erhalten. So bleibt der gewünschte Quellungsgrad bestehen, ohne dass, wie dies Roux von seinen Eiern angibt, die Hüllen später immer trockener werden.

Um die Zwangslage zu prüfen, wird die feuchte Kammer während der der Gastrulation vorhergehenden Stadien einen Augenblick geöffnet, und eine Anzahl von Platten wird gedreht.

Natürlich erfolgt die Rückdrehung der Eier unter dem Einfluss der Schwere am schnellsten bei den Eiern, deren Hüllen am stärksten gequollen sind; bei geringster Quellung erfolgt keine Rückdrehung. Man erhält so alle möglichen Grade unvollkommener bis zu vollkommener Zwangslage. Indem man aber gleichzeitig eine Anzahl von Platten mit den verschiedenen Quellungsgraden der Hüllen in ihrer Normalstellung lässt, hat man genügend Controlleier darüber, ob die verschieden lang währende und abnorme Stellung der Eier schädigend gewirkt hat oder nicht. Sich, wie Roux dies thut, auf die Erfahrung zu berufen, „wie dick die Hülle der in guter Zwangslage befindlichen Eier aussieht“, ist durchaus unstatthaft. Das beweist die Roux'sche „Erfahrung“ selbst; ausserdem ist solche Angabe für den Nachuntersucher unbrauchbar. Ganz abgesehen davon, dass systematisches Vorgehen bald lehrt, dass, offenbar durch individuelle Verschiedenheiten bedingt, in dem einen Fall Hüllen von bestimmtem Quellungsgrad Eier enthalten, die in vollkommener Zwangslage sich befinden, während bei genau gleich erscheinendem Quellungsgrade andere Eier in unvollkommener Zwangslage sind. Ebenso ist die Zeitdauer der Quellung, welche zu vollständiger Zwangslage führt, von Fall zu Fall verschieden; bei der einen Brut kann eine ca. 3 Minuten dauernde Wassereinwirkung zu vollkommener Zwangslage führen, während bei einer

anderen Brut nach der gleichen Wassereinwirkung unvollkommene Zwangslage eintritt.

Was lehrt die Zwangslage?

1. Die Rückdrehung der zur Prüfung der Zwangslage gedrehten Eier erfolgt in Zeiträumen zwischen mehreren Minuten und 14 Stunden je nach dem Grade der Quellung der Hüllen.

2. Solche ganz sicher in unvollkommener Zwangslage befindlichen Eier bilden das Medullarrohr und entwickeln sich, sofern man nach Auftreten des Medullarrohres den Embryonen genügend Wasser giebt, weiter. Der Embryo liegt bei hochgradiger unvollkommener Zwangslage, statt auf dem Bauch, auf dem Rücken mit dem Medullarrohr nach unten oder schief, d. h. zum Theil oben, zum Theil unten, nie aber, wie bei frei beweglichen Eiern, ganz oben.

3. Alle vollkommenen Zwangslageneier, und zwar sowohl die, welche sich nach zur Zeit der Blastula vorgenommener Drehung auf den schwarzen Pol mit der hellen Hemisphäre nach oben entwickelten, als auch die nicht gedrehten in Normalstellung entwickelten Eier mit dem gleichen oder noch geringerem Quellungsgrad der Hüllen, bilden überhaupt kein Medullarrohr. Sie erreichen das Ende der Gastrulation, wobei sie aber nicht die unter dem Einfluss der Schwerkraft um diese Zeit stattfindenden normalen Totalrotationen des Eies ausführen können. Auf diesem Stadium bleiben sie bis 24 Stunden lang stehen, indem sie in einen Starrezustand verfallen, ganz so wie Eier, die man einer Temperatur von 0° aussetzt. Setzt man nachher genügend Wasser hinzu, um den Eiern freie Beweglichkeit zu ermöglichen, so schreitet die Entwicklung wieder fort, und man kann aus denjenigen Eiern, die sich in Normalstellung entwickelten, noch ganz normal erscheinende Larven züchten, andrenfalls sterben die Eier ab. Die Eier dagegen, welche zur Prüfung der Zwangslage gedreht worden waren und bei denen die Rückdrehung ausgeblieben war, können nach reichlichem Wasserzusatz nur noch Missbildungen liefern. Es ist selbstverständlich, dass bei allen Versuchen normale Probeeier zum beständigen Vergleich in derselben Schale mit den Versuchseiern sich befinden müssen. Wegen weiterer Einzelheiten muss ich auf die ausführlicheren Arbeiten verweisen.

3.

Zu Beginn der Gastrulation findet, wie ich gezeigt habe, in dem Ei von Rana eine der Wirkung der Schwerkraft entgegen gerichtete Aufwärtsbewegung der schwereren Dotterzellen an der Innenfläche der Seitenwand der Furchungshöhle nach oben von der Anlagestelle des Urmundes aus statt. Hierdurch wird natürlich der Schwerpunkt in dem Ei verschoben. Während aber die Masse nach oben verlagert wird, erfolgt gleichzeitig eine langsame Totalrotation des Eies in entgegengesetztem Sinne um eine quere Horizontalaxe unter dem Einfluss der Schwerkraft derart, dass der Schwerpunkt des Eies immer vertikal unter dem Drehpunkt seine Ruhelage beibehält. So gelangt der anfangs unter dem Aequator des Eies stehende Urmund an den tiefsten Punkt des Eies. Bald darauf, gegen Ende der Gastrulation, erfolgt die Erweiterung der anfangs spaltförmigen Darmanlage, und ihre Folge ist eine zweite in demselben Meridian erfolgende Rückrotation des Eies, wodurch der Urmund wieder an die ursprüngliche Stelle im Raum zu liegen kommt. Darüber habe ich mich früher ausführlich geäussert [1]) und abgeleitet, dass diese Drehungen des ganzen Eies sich unmittelbar aus der durch die fortschreitende Entwicklung bedingten Veränderung in der Massenvertheilung ergeben. Auch habe ich angegeben, dass das Ei abstirbt, sobald man diese normalen Schwerkraftwirkungen auf das Ei verhindert. Hieraus geht klar hervor, dass der innere Gestaltungstrieb (J. v. Sachs) und die von aussen wirkende Schwerkraft zur Erzeugung des normalen Endproduktes zusammenwirken.

4.

Die Thatsache, dass die Schwerkraft die Bedeutung hat, die normale Vertheilung der Substanzen verschiedenen specifischen Gewichtes in dem Ei zu erhalten, ergibt sich ferner in deutlicher Weise aus den Angaben O. Hertwig's [3]). Hertwig setzte die befruchteten Eier des Frosches einer die normale Schwerkraftwirkung in verschiedenem Maasse übersteigenden Centrifugalwirkung aus. Es zeigte sich, dass, dem Grade der Cen-

1) Festschrift zur Feier des 70. Geburtstages Alb. v. Koelliker's Leipzig 1887.

2) Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Gent 1897 p. 114.

3) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1898. S. 415.

trifugalwirkung entsprechend, die Sonderung der specifisch schweren und leichten Eisubstanzen derart gesteigert wurde, dass innerhalb des Eies die specifisch schweren Massen sich noch mehr nach dem centrifugal eingestellten hellen Pol, die specifisch leichten sich noch mehr nach dem centripetal gestellten dunklen Pol anhäuften. Hierdurch wurde die Entwicklung derart störend beeinflusst, dass schliesslich die Zelltheilung an dem hellen Pol ganz ausblieb und nur auf den dunklen Pol beschränkt wurde. So wurde das Ei aus einem holoblastischen ein meroblastisches, das aber bald zu Grunde ging. Aus dieser Angabe schliesse ich, dass die normale Massenanordnung in dem Ei und damit die normale Entwickelung des Froscheies auch von der Intensität der Schwerkraft beherrscht wird. Würde die Intensität der Schwerkraft auf unserer Erde (z. B. durch plötzliche Abnahme der Schnellligkeit der Axenrotation) in diesem Augenblick (10. März), wo unzählige frisch befruchtete Froscheier draussen liegen, auf einmal eine Steigerung erfahren, so wären schon aus diesem einen Grunde alle jene Eier dem Tode verfallen.

5.

Um recht deutlich zu zeigen, wie sehr die typische Anordnung der verschiedenen Eisubstanzen von der normalen Schwerkraftwirkung abhängig ist, machte ich noch folgenden mehrmals wiederholten und abgeänderten Versuch mit dem Klinostaten [1]). Ich greife einen typischen Fall aus meinen Notizen heraus. Die Rotationszeit des vertikalen Rades, an welchem die Eier befestigt wurden, betrug 4 Stunden. Die Eier wurden in fester Zwangslage nach Pflüger's Vorschrift mit hellem Pol nach unten, also in Normalstellung, aufgesetzt und auf 2 gleiche feuchte Kammern bei gleichem Quellungsgrad der Hüllen vertheilt. Ehe die Rotation begann, wurde die eine der Kammern derart an dem tiefsten Theil des Rades befestigt, dass die hellen Pole alle nach abwärts gerichtet waren. Die andere Kammer lag während des ganzen Versuches mit den normal gestellten Eiern als Controllkammer horizontal auf dem Tisch. Die Rotation begann eine Stunde nach der Befruchtung. Eine Stunde nach begonnener Rotation sah man durch die Wand

1) Vergl. Verhandl. d. anat. Gesellsch. zu Strassburg. 1894.

des als feuchte Kammer dienenden Reagenzglases hindurch, dass die Zwangslage vollkommen war, indem die hellen Pole alle noch genau nach aussen gerichtet waren und nach $^1/_4$ Umdrehung die Eiaxe nunmehr horizontal stand. Zugleich bemerkte man aber auch, dass von dem hellen Pole aus eine in dieser Stellung nach abwärts gerichtete graue Verfärbung des Eies eingetreten war; sie zeigte deutlich, dass die während der Rotation stetig geänderte richtende Wirkung der Schwerkraft die normale Anordnung der Eisubstanzen zu zerstören begonnen hatte. Je mehr nun das Ei weiterhin gehoben wurde, um so mehr sanken, wie die äussere Betrachtung direkt ergab, unter der dünnen Rindenschicht des Eies die schweren Dottermassen in einer der Rotationsrichtung des ganzen Eies entgegengesetzten Richtung nach abwärts. Nach Vollendung der Rotation zeigten die Eier zum Theil keine Spur mehr von der ursprünglichen Trennung der weissen und schwarzen Dottermassen, sie waren gleichmässig grau, bei anderen war dies Bild weniger vollkommen, aber alle Eier zeigten, dass durch die beständige Aenderung der richtenden Schwerkraftwirkung schon nach einmaliger, vier Stunden betragender Drehung die normale Sonderung der Substanzen verschiedenen specifischen Gewichtes total aufgehoben war. Während die Eier in der Controllkammer, die typische Anordnung der specifisch schwereren und leichteren Theile beibehaltend, nur in ganz geringem Maasse durch die feste Zwangslage beeinträchtigte erste Furchungsstadien durchmachten und nach baldigem Wasserzusatz normale Embryonen lieferten, blieb bei den gedrehten Eiern die Furchung aus, der nach Ablauf der Drehung vorgenommene Wasserzusatz vermochte die Eier nicht mehr vor dem offenbar bereits eingetretenen Tode zu retten, denn es trat keine Spur von Entwickelung ein.

Auch hierdurch ist wiederum klar bewiesen, dass die normale Schwerkraftrichtung zur Erhaltung der normalen Struktur des Eies nöthig ist.

Am Schluss dieser Zusammenfassung bin ich genöthigt, folgende Citate aus meinen früheren Mittheilungen der Roux-schen neuesten Angabe einfach gegenüber zu stellen.

Im Jahre 1894 [1]) sagte ich, dass „die normale Entwickelung

1) Verhandl. der anatom. Gesellschaft in Strassburg S. 120. 1894.

unbedingt an die Ruhelage des Schwerpunktes im Ei gebunden sei." Diese aber ist von der Wirkung der Schwerkraft abhängig.

In demselben Jahre schrieb ich [1]), dass „die normale Struktur des aus dem Eierstock entleerten Eies von der richtenden Wirkung der Schwere beherrscht" werde, und gleichfalls 1894 [2]): Wir müssen uns klar darüber sein, „worin denn vom Augenblick der Befruchtung an die richtende Wirkung der Schwerkraft besteht. Dieselbe ist einfach die, dass die Eibestandtheile ihrem Gewicht nach in dem Ei so vertheilt sind, dass die schweren Substanzen unten, das ist dem Erdmittelpunkt näher, die leichteren oben liegen. Wollen wir also diese richtende Wirkung der Schwere stören oder aufheben, so müssen wir das Ei in abnormer Lage z. B. mit hellem Pol nach oben fixiren und nun den Effekt abwarten." Ferner leitete ich 1897 ab [3]): „Es ergiebt sich unmittelbar, dass der richtende Schwerkrafteinfluss nöthig ist, um die durch die Lebensvorgänge in dem Eierstock bedingte Struktur der befruchteten Eier zu erhalten" und sagte ebenda (S. 109): „Ich hebe ausdrücklich hervor, dass ich von einer anderen, als der richtenden Wirkung der Schwerkraft nicht gesprochen habe."

Und Roux [4]):

„Wie sich Schultze die nach ihm nöthige Wirkung der Schwerkraft auf die Eier und Embryonen denkt, sagt er nicht; ob sie die specifisch ungleich schweren Substanzen typisch ordnen muss, weil sie sich nicht selber ordnen können (was sie nach meiner Erfahrung aber thuen) oder ob sie, wie es Pflüger früher einmal dachte, Gestaltung, Differenzirung auslösen oder gar direkt bewirken soll. Bloss dass sie unbedingt nöthig ist, erfahren wir vorläufig.

So Roux. —

---

1) Sitzungsber. der phys. med. Gesellschaft in Würzburg 23. Juni 1894.

2) Verhandl. der phys. med. Gesellsch. N. F. Bd. XXVIII S. 39.

3) Verhandl. der anatomischen Gesellschaft zu Gent 1897 S. 113.

4) Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IX. Heft 3, S. 480. 1900.

Einwände.

Indem ich zu der Besprechung der meiner Auffassung von Roux gemachten Einwände übergehe, bemerke ich zunächst, dass ich mich darauf beschränke, hinsichtlich der Art und Weise, wie Roux den gemeinsamen Bau wissenschaftlicher Erkenntniss bei vorhandener Verschiedenheit der Auffassungen fördern zu können glaubt, auf die zuletzt von O. Hertwig gegebene Kritik[1]) zu verweisen. Ich muss aber hinzufügen, dass ich durch den Stand der Sache gezwungen bin, eine besondere, möglichst sachliche Schärfe anzuwenden.

1.

Die Froscheier auf dem Klinostaten. Roux hat bekanntlich vor 16 Jahren einige Versuche angestellt, in denen er den Einfluss der Schwere auf die Entwicklung des Froscheies prüfen wollte. Der den Versuchen zu Grunde liegende, an die bekannten Sachs'schen Versuche anknüpfende Gedanke, die richtende Wirkung der Schwere auf die Eier durch langsame Rotation der Eier in vertikaler Ebene (ohne Centrifugalwirkung) auszuschalten, ist natürlich zunächst nicht zu verwerfen. Von einer „Aufhebung der Wirkung der Schwerkraft", von der Roux gelegentlich spricht, kann natürlich keine Rede sein, da durch die Rotation nur an Stelle einseitiger Wirkung eine allseitige treten kann.

Roux hält sich auch heute noch auf Grund seiner Versuche zu dem Ausspruch berechtigt, dass die Schwerkraft für die Entwicklung des Frosches nicht nöthig oder ganz ohne Bedeutung sei. Auf meine obigen Beweise überhaupt einzugehen, ist darum für ihn ganz unnöthig. Der Leser erfährt vielmehr von ihm, dass ich nach meinen „früheren vergeblichen Bemängelungen" seiner Versuche auch jetzt noch nicht das Wesen seiner damaligen Versuchsordnung „erfasst" habe. Für „den logisch Denkenden" allerdings ist nach Roux die Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies nicht nur, sondern für die Entwicklung überhaupt „erledigt". — Sic volo, sic jubeo. —

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1898. S. 437.

Zunächst stelle ich nothgedrungen fest, dass der Herausgeber eines Archivs für „Entwicklungsmechanik“, dem ich schon vor 6 Jahren gesagt, dass er bei seinem Versuch mit den Froscheiern von physikalisch unhaltbaren Voraussetzungen ausgegangen sei, heute noch nicht im Stande ist oder sein will, soviel „mechanisch“ zu denken, dass langsam ohne Centrifugalwirkung in vertikaler Ebene gedrehte Kugeln mit excentrischem Schwerpunkt, die in einer Hülle frei beweglich sind und deren Hülle an dem vertikal rotirenden Rad befestigt ist, in ihren Hüllen trotz der Rotation beständig sichtbar unter dem richtenden Einfluss der Schwere stehen. Er sieht auch nicht ein, was er bei besserer Versuchsanordnung, als mit seinem „primitiven“ Apparat, gesehen hätte, dass dieser beständige Einfluss der Schwere sich darin sofort äussert, dass die in ihren Hüllen drehbaren Eier sich mit ihren Axen parallel der Rotationsebene einstellen müssen und je nach der Umlaufszeit des Rades und dem Grade der Beweglichkeit der Eier in den Hüllen einmal oder häufiger bei jedem Umlauf mit ihrer Axe in die Normalstellung fallen müssen, wie ich das alles an Hunderten von Eiern bei verschiedensten Umlaufszeiten an meinem eigens gebauten Klinostaten gesehen und beschrieben habe. Es beruht also auf einer Täuschung, wenn Roux immer wieder sagt: Die Eier behielten während der Umdrehung die beliebig durcheinander gerichteten Anfangsstellungen ihrer Eiaxen bei. Eine Controlle während des Ganges fand überhaupt nicht statt, da die „Eier in nasse Watte verpackt und in kleine Drahtkörbchen gestopft“ waren und nach Anhalten des Apparates ausgepackt [!] wurden. Da der Apparat ausserdem schlecht und von einer Prüfung genau vertikalen Ganges keine Rede war, so ist es natürlich, dass die Eiaxen gleichsam durcheinander kollerten und nach Anhalten des Apparates und beim Auspacken der Eier nach verschiedenen Richtungen standen und weil sie das thaten, darum schliesst Roux, dass sie die Stellungen ihrer Axen während der Umlaufszeit „beibehielten“.

Kann nun auch dieser Versuch nicht in dem gewünschten Sinne verwerthet werden, weil die einstellende Wirkung der Schwerkraft nicht vollständig aufgehoben war und der Klinostat für diese Frage überhaupt unbrauchbar ist, wie ich das schon früher betont habe, so ist doch klar, dass trotzdem bei der ge-

wählten Versuchsanordnung während der 1—2 Minuten dauernden Umlaufszeit die Richtung der Schwerkraft sehr verschiedene Winkel mit der Eiaxe gebildet hat, und es fragt sich, wie erklärt es sich, dass in solchen Fällen doch normale Entwicklung eintritt. Es ist ja durchaus verständlich, dass man von vorneherein aus solchem Versuch den Schluss zu ziehen geneigt ist, dass die Normaleinstellung des Eies nicht nöthig für die Entwicklung sei; und doch ergiebt sich nur der Schluss, dass die permanente Normaleinstellung nicht nöthig ist. Nachdem die Untersuchungen, die ich in den obigen fünf Abschnitten zusammengestellt habe, es als zweifellos erwiesen haben, dass zur Erhaltung der normalen Struktur des Eies die Normalstellung nöthig ist, so stehen wir bei obigem Befund vor einer Thatsache, die zunächst mit dem letztgenannten Nachweis ganz unvereinbar erscheint. Aus diesem Grunde aber obigen Nachweis einfach umzustossen, entspricht nicht objektiver Forschung. Wir müssen also beides zu vereinigen versuchen. Nun aber sind wir bereits in der Lage zu wissen, dass die normale Schwerkraftwirkung die ist, die typische Anordnung der Eisubstanzen zu sichern und so ist die dadurch erleichterte Frage die, ob eben diese bestimmte uns bekannte Wirkung der Schwerkraft durch die Drehung am Klinostaten bei wenige Minuten betragender Umlaufszeit eine Abänderung erfahren kann. Nachdem wir wissen, dass durch die nothwendiger Weise eintretende Einstellung der Eiaxe parallel der bez. in die Rotationsebene die einstellende Wirkung der Schwerkraft nicht aufgehoben wird, können wir verstehen, was die Beobachtung direkt lehrt, dass in kurzen Pausen, die mit der Umlaufszeit und dem Grade der Beweglichkeit der Eier in den Hüllen schwanken, immer vorübergehende Normalstellung des Eies eintritt. Dieser Einstellung stehen aber zahlreiche abnorme Einstellungen gegenüber. Es fragt sich jedoch: Sind diese abnormen Einstellungen im Stande, die von mir nachgewiesene Bestimmung der von Zeit zu Zeit immer wiederkehrenden normalen Schwerkraftwirkung irgendwie störend zu beeinflussen. Das ist in keiner Weise der Fall. Einfache Ueberlegung sagt dem mit der Sache genügend vertrauten Leser, dass in allen jenen momentan wirkenden abnormen Einstellungen die abnorm angreifende Schwerkraft gar keine Zeit gewinnt, die normale Struktur zu beeinflussen. Habe

ich doch oben (s. unter 5) gezeigt, dass es bei der dickflüssigen Beschaffenheit des Eies einer gewissen Zeit bedarf, bis die abnorm angreifende Schwerkraft die durch die normal angreifende Schwerkraft gesicherte Struktur zu verändern und so die Entwicklung abnorm zu gestalten vermag. Es kann also bei der gewählten relativ schnellen Umlaufszeit ebensowenig eine Störung in der normalen Struktur des Eies zur Geltung kommen, wie für den Fall, dass wir die Eier häufig einfach umdrehen und sie immer wieder zurück rotiren lassen. Auch in diesem Falle ist die in jedem Augenblick mit Bezug auf die Eiaxe wechselnde Richtung der Schwerkraftwirkung nicht im Stande, die normale Anordnung der Substanzen von verschiedenem specifischen Gewicht zu verändern, die erst dann geändert wird, sobald wir auf das Ei in Zwangslage längere Zeit in einer bestimmten Richtung die Schwerkraft abnorm wirken lassen.

Weiterhin beklagt sich Roux, ich hätte auf die an dem Rade gleichzeitig rotirenden Zwangslageneier keine Rücksicht genommen. Die Eier waren eben keine vollkommenen Zwangslageneier, sonst wären sie überhaupt nach meinen obigen Beweisen (s. unter 2) alsbald abgestorben. Da sie sich aber gut entwickelten, waren sie drehfähig, und unvollkommene Zwangslageneier sind, wie ich oft gesehen und geprüft habe und wie auch ganz natürlich ist, am Klinostaten der richtenden Wirkung der Schwerkraft nicht entzogen; sie stellen sich vielmehr, wenn auch langsam, aber sicher parallel der Rotationsebene ein, und dann gilt dasselbe, was ich oben für die in den Hüllen rotirbaren Eier gesagt habe.

Schliesslich beruft sich Roux noch auf die mit etwas Wasser in einem Reagenzrohr enthaltenen Eier, die sich als „Ueberschlagseier entwickelten und bei jeder Umdrehung durcheinanderrutschten.“ Sie lieferten „kleine und schwächliche Embryonen“, wie viele Eier, die Erschütterungen ausgesetzt sind. Aber selbst Eier, die eine Zeit lang in fliessendem Wasser rotiren, können normale Embryonen liefern. Hierbei ist zunächst von Fall zu Fall zu entscheiden, wie weit die Schwerewirkung durch Centrifugalwirkung ersetzt wird, die schon bei relativ langsamer Rotation der Eier eintritt. Besteht aber keine Centrifugalwirkung, so gilt im wesentlichen dasselbe, was ich oben über die in ihren Hüllen drehbaren Klinostateneier gesagt habe: Es

besteht zwar häufige und wechselnde abnorme Richtung der Schwerkraft mit Bezug auf das Ei; die Schwerkraft ist aber, wie wir sehen, nicht im Stande eine abnorme Wirkung auf den Eiinhalt auszuüben. Zusammenfassend bemerke ich: Die in der Richtung der Eiaxe wirkende, die normale Struktur des befruchteten Eies allein sicher erhaltende Schwerkraft ist solange für das Ei entbehrlich, als die infolge ihrer Ausschaltung eintretende abnorme Schwerkraftwirkung keine Zeit gewinnt, die normale Anordnung der Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht zu zerstören.

Die Resultate der langsamen Drehung der Eier in vertikaler Ebene sind also nicht geeignet, die Thatsache, dass die in der Richtung der Eiaxe wirkende Schwerkraft die normale Struktur des Eies und damit die normale Entwickelung beherrscht, zu erschüttern. Im Gegentheil bestärkt die richtig angewandte langsame Drehung nur die obige Thatsache (vergl. S. 319 Nr. 5).

2.

Einer der Haupteinwände Roux's, den der Autor auch in seiner letzten Entgegnung wieder vorbringt, ist folgender:

„Daraus, dass die Schwerkraft die normale Anordnung unter Umständen „stören" kann, darf man aber nicht folgern, dass sie zur Herstellung oder Erhaltung der normalen Anordnung „nöthig" ist[1]). Indem Roux mir die von mir natürlich niemals gemachte Schlussfolgerung, dass die Schwerkraft zur Erhaltung normaler Struktur nöthig sei, weil sie störend wirken könne, unterschiebt, fügt er hinzu, dass ich immer noch nicht das Unrichtige meiner Argumentation erkenne u. s. w. Der einsichtige Leser muss erkennen, dass Roux durch solche Entgegnung meiner Beweisführung aus dem Wege geht. Ich breche also mit Roux die Discussion ab, wenn er sie nicht in sachlicherer Weise wieder aufnimmt. Für den Leser bemerke ich aber: Es hat noch Niemand etwas vorgebracht gegen meine Beweisführung, dass für die normale Entwickelung überall da, wo sich unter Einfluss der Schwerkraft Froscheier entwickeln, die Schwerkraftwirkung mit der Eiaxe einen Winkel von 0^{0} bilden muss,

---

1) Arch. f. Entwicklungsmech. IX. Bd. S. 484.

weil unter allen anderen Winkelstellungen zwischen 0° und 180° Missbildungen, der Grösse des Winkels proportional, entstehen bez. der Tod eintritt, oder dass, mit anderen Worten, der normale Schwerkrafteinfluss für das Ei nöthig ist. Sollte es aber Jemand unternehmen, so sehe er sich vor, dass er nicht gleichzeitig das fundamentale Princip experimenteller Forschung überhaupt verlache.

3.

Ich habe oben (s. S. 316), als ich über die Prüfung der Zwangslage normal gestellter Eier schrieb, es als nothwendig hingestellt, gleichzeitig mit den zur Prüfung der Zwangslage umgedreht gehaltenen Eiern entsprechende Controlleier in Normalstellung zu lassen, und dass ausserdem in jeder Versuchsschale einige unter ganz normalen Bedingungen stehende Eier derselben Brut sich entwickeln müssen — ein ganz natürliches und für den Experimentator selbstverständliches Vorgehen. Nur so kann man ja wissen, ob die Zwangslage an und für sich (z. B. durch Pressung, mangelhaften Gasaustausch u. a.) schädigend wirkt und wie gegenüber den normalgestellten Zwangslageeiern die umgedreht gehaltenen sich verhalten, ob also die Drehung allein eine Störung bewirkt.

Wie die Zwangslage zu prüfen ist und besonders wie lange dies zu geschehen hat, habe ich gleichfalls ausführlich dargelegt.

Auch Roux wollte in derselben Weise prüfen. Auch er „prüfte“ durch Umkehr oder Schiefstellung der Glasschale [1]) einige Stunden lang [2]). Meine Zwangslageneier waren in zahllosen Versuchen, von denen ich nur einen ausführlich mittheilte, um den Leser in alle Einzelheiten einen genauen Einblick gewinnen zu lassen und die Nachuntersuchung zu erleichtern, bis zu 14 Stunden umgekehrt gehalten, weil sich aus genauer Prüfung das als nötig ergeben hatte. Sowohl diese umgedrehten als auch die nicht gedrehten Controlleier blieben bei vollkommener Zwangslage auf der Gastrulationsstufe stehen (s. oben S. 317). Die Eier von Roux aber bildeten das Medullarrohr, was ich als ein

1) Vergl. Ges.-Abhandl. S. 523.
2) Ges. Abhandl. S. 347 Anm.

sicheres Zeichen nicht vollkommener Zwangslage erwiesen habe. Roux wandte keine Controlleier an; er war zufrieden, als sich nach kürzerer Zeit oder auch nach „einigen Stunden“ keine Verschiebung der Eier zeigte. Hier ist das punctum saliens — das für alle Nachuntersucher.

Um den Einwand auszuschliessen, dass die Drehung an und für sich schon das Ausbleiben des Medullarrohres verursacht, drehte ich immer die Controlleier überhaupt nicht. Und nun macht Roux nach Lektüre der für ihn „in Nebensächlichem belästigend ausführlichen Darstellung“ doch noch jenen Einwand, indem er die Controlleier ausser Acht lässt. Ich muss unter vielen Gelegenheiten hier einmal die Art, wie Roux auf den uneingeweihten Leser wirkt, beleuchten. Er sagt, „ich hätte die Absicht gehabt, einen Versuch von ihm genau nachzumachen“ (Bd. IX S. 484), hätte aber, „ohne es zu bemerken, einen wesentlich anderen Versuch angestellt und daher auch ein wesentlich anderes Resultat erhalten“, weil ich die Eier so lange umgekehrt gehalten hätte (S. 485). Komisch dabei ist, dass Roux seine Eier zur „Prüfung“ der von mir als unvollkommen erwiesenen Zwangslage eine zeitlang umgedreht gehalten hat — sie bildeten dann ein Medullarrohr, während meine überhaupt immer in Normalstellung gebliebenen Controlleier (ebenso wie die umgekehrt gehaltenen) stets auf der Gastrulationsstufe stehen blieben und in den oben beschriebenen Starrezustand verfielen (s. S. 317). Weniger komisch ist es allerdings, dass Roux auch diese Gelegenheit benutzt, meine Leistungsfähigkeit zu verdächtigen, was mir übrigens von ihm schon lange gleichgültig ist.

Noch einmal die sogenannte Entstehung des Medullarrohres auf der hellen Hemisphäre. Das Medullarrohr liegt bei den Eiern, die an der Grenze von vollkommener und unvollkommener Zwangslage stehen, und zwar sowohl bei denen, die sich erst nach 10 Stunden und darüber zurückgedreht haben, als auch bei den von vornherein in Normalstellung gebliebenen Controlleiern, sehr häufig genau unten statt oben. Der Embryo legt sich in seinem Zwange auf den Rücken, statt wie gewöhnlich auf den Bauch, aus unbekanntem Grunde, nachdem der Urmund eine zuerst von Pflüger beobachtete, leicht zu bestätigende, abnorme scheinbare Wanderung

über die ganze untere Hemisphäre gemacht hat. So ist leicht zu beweisen, dass die Roux'sche Angabe, das Medullarrohr entstände bei fester Zwangslage mit hellem Pol nach unten aufgestellter Eier auf der unten liegenden Hemisphäre, auf einer groben Täuschung beruht. Sie ist die Folge oberflächlicher Prüfung der Zwangslage und der falschen Meinung, dass Eier, die sich nicht „nach einigen Stunden" in die Normallage zurückgedreht haben, in fester Zwangslage sich befinden. Dasselbe gilt, wie ich zeigte, von Eiern, die zwischen Glasplatten gepresst in Zwangslage sich entwickeln. Auch sie überschreiten nicht das Gastrulationsstadium, wenn die Plattenzwangslage vollkommen ist. Auch bei ihnen erfolgt eine abnorme Totalrotation des Eies und die scheinbare Wanderung des Urmundes über die helle Hemisphäre [1]).

Schon vor 3 Jahren [2]) hatte ich folgendes angegeben: „Die von Roux behauptete, übrigens von mir längst, dann auch von Kopsch und Assheton als irrthümlich nachgewiesene Fortbewegung des Urmundes von 170° über die weisse Hemisphäre ist, wie man leicht erkennen kann, eine in gewisser Weise noch aufzuklärende Folge einer Totalrotation des Eies um eine quer zur Symmetrieebene stehende Axe bei **ungenügender** Zwangslage." Nachdem ich klar bewiesen (S. 216 der neuen Arbeit), dass das Medullarrohr deshalb unten liegt, weil die Eier sich abnorm gedreht haben, kommt Roux mit der Enthüllung, dass die Eier sich „im Ganzen abwärts gedreht haben" und indem er, auf den natürlich zunächst uneingeweihten Leser verblüffend wirkend, sagt: „O. Schultze hat also einen Befund gemacht, ohne sich der besonderen Bedingungen, die er angewandt hat, bewusst zu sein," entstellt er total die Thatsachen. Er „kann mir dann mittheilen", dass „ich ohne es zu wissen eine neue Beobachtung gemacht habe", dass die Embryonen nämlich eine „paradoxe Drehung" ausführen, „indem sie sich mit der Medullarseite statt aufwärts nach abwärts drehen". Dass diese von mir also beschriebene (!) Drehung sowohl an längere Zeit zur Prüfung der Zwangslage umgekehrt gehaltenen Eiern, als an solchen

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55. S. 222.
2) Verhandlungen der anatom. Gesellsch. in Genf 1897. S. 114.

beobachtet wird, die von vorneherein in Normalstellung gehalten werden — das erwähnt Roux nicht. Wahrscheinlich hat er es nur übersehen.

Er hält fest an seiner von verschiedenen Seiten und auf verschiedenstem Wege widerlegten Auffassung der 170° betragenden Wanderung des Urmundes über die untere Hemisphäre, ohne über die gegentheiligen Beweise objektiv nachzudenken, ohne auch die einfache Ueberlegung anzustellen, dass an der der ersten Urmundanlage 170° in meridionaler Richtung gegenüberliegenden Stelle bei Rana fusca gar keine weissen Dotterzellen liegen, der Dotterpfropf vielmehr bei jener Wanderung des Urmundes oft dunkelgrau oder schwarz sein müsste, ohne auch den auf photographischem Wege durch Kopsch geführten Nachweis zu berücksichtigen, dass die Gastrulation durch wahre Embolie sich vollzieht. Der Leser wird vielmehr damit bekannt gemacht, dass ich, seine Angaben stets „bekrittelnd", als „selbstverständlich" annähme, dass seine Angaben falsch sind[1]).

Zur Entwicklung der Doppelbildungen durch abnorme Schwerkraftwirkung.

In meiner Arbeit über die künstliche Erzeugung der Doppelmissbildungen durch abnorme Gravitationswirkung habe ich folgendes angegeben, was alsbald von Wetzel[2]) in allen Einzelheiten bestätigt und erweitert wurde, indem er meine Versuchsbedingungen genau wiederholte. Die Eier werden in Normalstellung zwischen horizontalen Glasplatten in Zwangslage gepresst, wobei sie sich stark abplatten. Während der ersten Theilung oder kurz nach derselben werden die meisten Platten 180° gedreht, eine Anzahl aber bleiben als „Probeplatteneier" ungedreht in Normalstellung, um zu constatiren, wie die Pressung allein wirkt und um fortwährenden Vergleich mit den gedrehten Eiern zu ermöglichen; das habe ich stets hervorgehoben[3]). Das Resultat ist, dass die gedrehten Eier, wenn sie sich nicht zurückdrehen,

1) Wer meine Arbeiten genauer liest, wird finden, dass ich trotz der an Roux geübten Kritik sein Verdienst um die Förderung experimenteller Arbeit öfters rückhaltlos anerkenne.

2) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. S. 454.

3) Arch. f. Entwicklungsmech. I. Bd. und Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1894.

die bekannten Doppelbildungen liefern, die ungedrehten oder zurückrotirten aber vollkommen normale Embryonen bilden, wenn in beiden Fällen 24 Stunden nach der Befruchtung der Plattenzwang wieder aufgehoben wird. Dass man solches Resultat nur bei genauer Befolgung aller Versuchsbedingungen wiederholen kann, ist natürlich. Roux hat es unter anderen Versuchsbedingungen (indem er die hierfür durchaus unbrauchbare Pflüger'sche Zwangslage anwandte und auch nicht 24 Stunden nach der Befruchtung normale äussere Bedingungen herstellte, auch nicht beachtete, dass die Eier genau verkehrt liegen bleiben müssen und typische Erscheinungen darbieten) „controllirt" und natürlich meine Resultate nicht erhalten. Da nun bei der von ihm angewandten Pflüger'schen Zwangslage die Eier nicht so gepresst sind, als bei der Plattenzwangslage, so glaubt er gezeigt[1]) zu haben, dass die Doppelbildungen „durch die angewandte Kombination von Deformation (durch wagerechte Plattenpressung) mit der Umkehrung der Eier" bedingt seien. Er hätte ja schon 10 Jahre vorher vergeblich die Doppelbildungen zu erzielen versucht.

Bei genauerer Einsicht hätte Roux erkannt, dass nach meinem Beweise die Pressung der Eier, abgesehen von einer gewissen Abänderung der ersten Theilungsebenen, keinerlei Störung hervorruft, und demnach allein die abnorme Schwerkraftwirkung die Ursache ist. Dann würde er vielleicht auch diese Gelegenheit nicht benutzt haben, um seinen Zweck, den Gegner als schlechten Experimentator und mangelhaften Denker hinzustellen, noch weiter durchzuführen. So wird auch hier hoffentlich recht bald die Zeit durch Inangriffnahme dieses Gebietes seitens objektiv arbeitender, jetzt sehr erwünschter Collegen Klarheit schaffen und zeigen, ob die durch meine Arbeiten entstandene „Verwirrung" sich auf Roux allein beschränkt hat. Beobachtet man genau meine Vorschriften und hebt zugleich die Froschpärchen von Rana fusca unmittelbar nach dem frühesten Einfangen bei 0°—1° auf, wie ich das früher angab[2]), so kann man bei dreiwöchentlicher exakter Arbeit in der Ferienzeit schon weit kommen und braucht sich durch die Betonung Roux', dass

1) Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IX. S. 489.
2) Anatom. Anzeiger Bd. 16. S. 145.

nur „langjährige Erfahrung“ auf diesem Gebiete Erfolg verspricht, nicht, wie mir das thatsächlich begegnete, abschrecken zu lassen.

Was die dann noch von Roux wieder hervorgeholte, von mir gelegentlich der Strassburger Discussion berührte Möglichkeit der „Theilung des Schwerpunktes“ des Eies angeht, so weiss Roux selbst[1]), dass ich diese nicht mehr vertreten habe. Schon in meiner ausführlichen Arbeit (1894) habe ich als die allgemein gültige Ursache der Doppelbildungen die frühzeitige Theilung — natürlich nicht im Sinne normaler Zelltheilung — der weiblichen Keimsubstanz in zwei mehr oder weniger von einander unabhängige Hälften hingestellt. Meine hiernach gegebene Erklärung[2]): „Auch die Umkehrung des Froscheies auf dem Zweizellenstadium muss, indem jede Zelle für sich das molekulare Gleichgewicht wieder zu erlangen bestrebt ist, eine gewisse Isolirung der einen Theilhälfte von der anderen hervorrufen“ entspricht ganz den von O. Hertwig, Roux und Wetzel gegebenen Erklärungen. Denn unter der „molekularen“ Beschaffenheit sind hier die verschiedenen Dotterpartikel gemeint und Wetzel hat auf Grund der Schnittuntersuchung in Uebereinstimmung mit meinen schon 1894 gemachten Angaben, dass auch noch in den ersten Furchungszellen die Schwerkraft Verlagerungen der Dottersubstanz erzeugen kann, gezeigt, dass die zur Erzeugung der Doppelbildungen unter abnormer Schwerkraftwirkung nöthige Trennung der beiden ersten Blastomeren durch typische Verschiebungen der verschieden specifisch schweren Dottermassen der beiden ersten Blastomeren zu Stande kommt. Hiernach erscheint es also sehr überflüssig, dass Roux auf jene von mir geäusserten, aber nie gedruckten Worte zurückkommt, um so mehr, als ich erst vor kurzem einen zusammenfassenden Erklärungsversuch für die sämmtlichen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen erzeugten Doppelbildungen veröffentlicht habe, in welchem ich die zu einer mehr oder weniger vollkommenen Isolirung der Theilprodukte führende, unter verschiedenen Bedingungen eintretende abnorme Zweitheilung des unbefruchteten oder des befruchteten Eies und die Schaffung zwei getrennter

1) Ges.-Abhandl. II. S. 932 Anm.

2) Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. I S. 288.

Wachsthumscentren als die Ursache der Doppelbildungen abgeleitet habe[1]).

Anhang.

In seiner „Berichtigung" zu meiner letzten Arbeit Ueber das Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwickelung hält Roux an seiner durch vorgefasste Gedanken und nachträgliche oberflächliche Eier[2]) und Spermatozoenspielerei[3]) begründeten Auffassung fest, dass die bilaterale Symmetrie durch das Spermatozoon geschaffen wurde. Obwohl ich meiner milden Beurtheilung der betreffenden „Versuche", die ich vor 13 Jahren gegeben habe[4]), leicht eine viel schärfere beifügen könnte, begnüge ich mich, auf die erstere und auf O. Hertwig's Kritik[5]) zu verweisen und erkläre noch einmal, dass niemals ein objektiver, mit dem Objekt genügend vertrauter Forscher jene beiden „Beiträge", wie so manche andere, ernst nehmen wird, wenn er sich auch eingehende Mühe gegeben hat. Ich bedaure, mich trotz der Roux'schen Ermahnung nicht mehr und besser in sein „Gebiete" inzuarbeiten und constatire, dass es eine totale Entstellung ist, wenn er sagt: „Eine ganze Reihe meiner Angaben, die er (Schultze) früher angezweifelt, hat er inzwischen als richtig erkannt; und ich (Roux) zweifle nicht, dass er bei fortgesetztem Arbeiten auf diesem Gebiete in dieser Beziehung noch manche ähnliche Ueberraschungen erleben und Fortschritte machen wird." Auch hier, wie stets, die Person über die Sache stellend, statt umgekehrt, setzt er die Person des Gegners bei dem Leser in schlechtes Licht, wo der Leser den Sachverhalt nicht kennt. Die Bemerkung bezieht sich nämlich ausschliesslich auf den einen Fall, in welchem bezüglich der Schiefstellung der Eiachse von Rana fusca ein Missverständniss insofern eingetreten war, als ich die Stellung des hellen Feldes zur Zeit der Furchung, Roux dieselbe aber, was richtiger war, unmittelbar nach der

1) Centralblatt für allgem. Pathologie Bd. X. No. 10.

2) Beitrag 3 zur Entwicklungsmechanik.

3) Beitrag 4 zur Entwicklungsmechanik.

4) Ueber Axenbestimmung des Froschembryo. Biolog. Centralbl. 1887. S. 577.

5) Zeit- und Streitfragen der Biologie. 2. Mechanik u. Biologie S. 132.

Befruchtung geprüft hatte. Ich habe keinen Augenblick gezaudert, Roux Recht zu geben.

Schliesslich überlasse ich es einfach der Zeit zu entscheiden, ob Roux zu dem Ausspruch ein Recht hat, dass ich „auch neuerdings wieder, wie früher, meine Eier nicht genügend beobachtet habe". Es wird sich unter anderem darum handeln, zu entscheiden, ob meine Feststellung der Ursache der lange unaufgeklärten Drehung der befruchteten Eier, die Beobachtung der Richtungskörper am lebenden Ei und deren Ableitung aus dem Keimbläschen, die Auffindung der bilateralen Symmetrie der Morula und Blastula und deren Uebereinstimmung mit der Medianebene des Frosches, die Ableitung der beiden auffallenden Totalrotationen der Gastrula um eine quere Axe aus inneren Massenverschiebungen und meine Experimente über die Bedeutung der Schwerkraft mehr das Zeugniss genügender Beobachtung verdienen, oder die Angaben Roux', dass „die Schwerkraft zur Entwickelung des Froscheies nicht nöthig ist", dass die Medianebene durch die Copulationsrichtung des Ei- und Spermakernes bestimmt wird, dass der Urmund über die untere Hemisphäre „wandert" und ob die „Mosaiktheorie", der „Cytotropimus" u. a. eine Berechtigung auf bleibendes Dasein haben.

Die Muskelspindeln. Kerne und Lage der motorischen Nervenendigungen.

Zugleich ein Nachtrag zu der Arbeit: Ueber Muskelspindeln etc. Dieses Archiv Bd. XXXXVI, pg. 709.

Von

Chr. Sihler, M. D. Ph. D., Cleveland, Ohio.

Hierzu Tafel XIII.

Vor einigen Jahren erschien in diesem Archiv eine Arbeit von mir über Muskel-Spindeln und einige umstrittene Punkte, betreffend die motorischen Endorgane.

Seit jener Zeit habe ich meine Untersuchungen an den

Muskeln von Schlangen und Fröschen weiter fortgesetzt, zugleich aber auch die Muskeln von Eidechsen in die Hände bekommen, und gerade diese haben es mir möglich gemacht über die Fragen, die ich in jener Arbeit nicht zu meiner Zufriedenheit beantworten konnte, ins Klare zu kommen.

Ein anderer Mangel, an dem jener Aufsatz litt, war, dass mir damals keine genau nach der Natur gezeichneten Figuren zu Gebote standen, die ich als Beweise für meine Sätze hätte darbieten können.

In diesem Aufsatze hoffe ich nun Abbildungen zu bringen, die als Beweise gelten können, und glaube ferner, dass ich auch jene nicht vollständig gelösten Fragen nun beantworten kann.

Die Punkte, über die ich nicht ins Klare gekommen war, waren die Endigungsweise der Spindelnerven und dann die Bedeutung der verschiedenen Kerne, die man an den motorischen Endigungen findet. Ich werde auch Gelegenheit nehmen, einige Arbeiten zu besprechen, die andere Ansichten als die meinigen vertreten.

Die Muskelspindeln.

„Die Frage, ob specifische Endorgane der sensiblen Muskelnerven bestehen, hat mich lange Zeit hindurch in fast fieberhafter Spannung erhalten; ich kann nunmehr nach sorgsamen Studien das Bestehen solcher Endapparate mit Bestimmtheit in Abrede stellen, die Endigungsweise ist vielmehr eine ganz andere, nicht minder interessante.

Sie besteht kurz ausgedrückt in Folgendem: Eine blasse Nervenfasser läuft neben dem Muskelbündel hin, umwickelt dasselbe in Spiralfasern und umstrickt es ähnlich den Ranken einer Weinrebe oder des Epheus mit feinen Terminalfasern.“

Diese Worte sind entnommen einer Arbeit von Sachs über die sensorischen Nerven der Muskeln, welche er in Müller's Archiv in den 70er Jahren veröffentlicht hat. Obgleich ihm Goldchlorid und Osmium und andere Hülfsmittel zu Gebote standen und es ihm an Eifer und Geschick wahrlich nicht gefehlt hat, so war es ihm doch nicht gelungen die Organe aufzufinden, die wir als sensorische Organe des Muskels auffassen müssen.

Der Mangel an einer leichten und zuverlässigen Methode ist wohl auch der Grund, warum die Lehrbücher so wenig über

diesen Gegenstand, nämlich die sensorischen Nerven der Muskeln, zu sagen haben und dass man in vielen keine Beschreibung der Spindeln findet, in meinen Augen ein solcher Mangel, als wenn man die Haut beschriebe und nichts von Vater'schen und Tastkörperchen sagen würde.

Ich vertrete die Ansicht, dass die Muskelspindeln solche sensorische Endorgane sind, nach welchen Sachs vergeblich gesucht hat.

Während es nicht geleugnet werden kann, dass bei der Untersuchung der Endplatten die von mir benutzte Methode ihre Schattenseitenhat, so scheint sie mir für das Auffinden sowohl als die weitere Darlegung der Structur der Muskelspindeln eine ideale zu sein. Wie leicht durch dieselbe diese Organe gefunden werden können, geht daraus hervor, dass ein jüngerer Kollege mit ganz geringer histologischer Erfahrung mir 18 Spindeln in den beiden Sternoradiales des Frosches vorlegen konnte, genau dieselbe Zahl, die ich bei einem anderen Exemplar auch gefunden hatte. Meine eigenen Untersuchungen sind noch nicht so ausgedehnt, dass ich angeben könnte, wo die Spindeln besonders reichlich und leicht zu finden wären; doch kann ich folgendes mittheilen:

Während ich in dem Rumpfe und Schwanze der Eidechse die Spindeln nicht habe auffinden können, waren dieselben hingegen in den Muskeln der Extremitäten mit grosser Leichtigkeit aufzuweisen.

Bei der Schlange habe ich sie in den Muskelbündeln, die dem Rücken entlang laufen, so häufig gefunden, dass ich darauf rechnen konnte, in Muskelstücken von etwa 1 cm Länge und $^1/_3$ cm Dicke einem dieser Organe zu begegnen. Bei dem Frosche würde ich den Sternoradialis zur Auffindung der Spindeln vorschlagen. Zerlegt man einen solchen Muskel in 8 Stücke, so wird man in fast jedem der Stücke eine Spindel vorfinden.

Für die Spindeln des Frosches und wohl auch der Eidechse ist Leitz Objectiv III sehr brauchbar, während für die Spindeln der Schlangen Objectiv V vorzuziehen ist, weil man wegen der Dicke der Muskelfasern dieselben leicht übersicht. Es erleichtert die Auffindung dieser Organe, wenn man sein Augenmerk auf die dünnen Muskelfasern richtet, die zum Aufbau der Spindel verwendet werden; beim Frosch führt Einen oft auch

der ungewöhnlich dicke Spindelnerv mit seiner so weiten Scheide auf das gesuchte Object.

Ich habe mich bei diesen Untersuchungen auf die Muskeln des Frosches, der Eidechse und der Schlange beschränkt und glaube, dass wenn man die Thatsachen die bei der Untersuchung an diesen Thiergattungen zu Tage gefördert werden, zusammenstellt, man ohne Mühe sich einen Einblick in den Bau dieser Organe und ihre wahrscheinliche Function wird verschaffen können.

Die Muskelspindeln der Schlange.

Wir beschreiben die Spindel der Schlange zuerst, weil hier die gröberen Verhältnisse am klarsten demonstrirt werden können. Gleich der erste Blick auf dieselben weist die Ansicht zurück, welche in diesen Organen pathologische Gebilde sieht, denn wir haben hier ein planvoll angelegtes geradezu elegantes Organ vor uns, wie Fig. 1 zeigt. Wir unterscheiden an der Spindel den Nerven, die Kapsel und die Muskelfaser; bei der Schlange und Eidechse wird zum Aufbau der Spindel eine einzelne Muskelfaser verwendet, während bei vielen anderen Thiergattungen wir es gewöhnlich mit einer Gruppe von Muskelfasern zu thun haben. Diese Muskelfaser hat etwa $^1/_8$—$^1/_{10}$ der Dicke der gewöhnlichen Fasern und zeigt nichts Ungewöhnliches im Bau, bis auf die Partie, an welche der Nerv herantritt; dort sehen wir, dass sie sich verbreitert, Höcker auf der Oberfläche zeigt und in ihrem Inneren eine Ansammlung von rundlichen Kernen aufweist.

An diesem Theile der Faser vermissen wir oft die regelmässige Querstreifung ganz oder zum Theil; dafür ist die sich dunkel färbende Substanz der Muskelfaser (Sarcoplasma) oft so angeordnet, dass sie einen langen Stab bildet, der in der Mitte verdickt ist und nach beiden Seiten hin sich verengend spitz ausläuft.

Die Kapsel besteht bei der Schlange aus mehreren Lagen von Membranen, die mit Endothelialzellen bedeckt sind. Diese Membranen liegen jedoch nicht immer dicht an einander, sondern lassen Zwischenräume zwischen einander. Den inneren dieser Räume haben die Engländer als „Axialraum“ bezeichnet. Die Form der Kapsel ist entschieden spindelförmig, nach beiden Enden verdünnt sich dieselbe, um sich einschichtig der Muskelfaser eng anzulegen und wahrscheinlich frei zu enden.

Mir scheint die Kapsel von ähnlicher Natur zu sein, wie die Henle'sche Scheide, die ich als aus einer elastischen Substanz bestehend betrachte. Von Huber und De Witt wegen dieser Ansicht angegriffen, mache ich darauf aufmerksam, dass diese Kapseln wie die Henle'sche und Schwann'sche Scheide von Essigsäure nicht im mindesten aufgeweicht werden, sondern nur desto schärfer und klarer sich präsentiren.

Nahe dem einen oder anderen Ende der Kapsel tritt nun der Nerv in dieselbe ein. Während beim Frosche diese Faser (wohl weil sie eine Anzahl von Muskelfasern zu versorgen hat) von ungewöhnlich starkem Kaliber ist, konnte ich etwas derartiges bei der Schlange nicht finden.

Durch die Kapsel tretend verliert der Nerv seine Henle'sche Scheide, die in die Kapsel selber übergeht; er läuft meist in schiefer Richtung auf die Muskelfaser zu; seine Schwann'sche Scheide und sein Myelin führt er mit sich bis ganz nahe an sein Ende, wo er die Muskelfaser berührt, um mit derselben zu verkleben, dort erst tritt der Axencylinder zu Tage, natürlich mit der Schwann-schen Scheide bedeckt. Ich habe keinen Grund anzunehmen, dass die Verknüpfung von Nerv und Muskel hier anders ist, als bei der Eidechse.

Huber und De Witt sagen, dass der Nerv sein Myelin verliere nach Eintritt in die Kapsel. Das ist sicherlich nicht der Fall. Sie beschreiben auch, dass feine Fasern von der Myelin haltigen Faser abgehen, die sich um die Muskelfaser herumwinden und mit blattartigen Ausweitungen sich mit dem Muskel verknüpfen. Ich habe derartiges nicht sehen können.

Die Spindel der Eidechse.

Die Spindel der Eidechse hat den Vortheil, dass man bei ihr die Endigungsweise auf das klarste sehen kann. Während die Kapsel bei der Eidechse sehr dünn — wohl einschichtig — ist, hat sie auch keine eigentliche Spindelform, sondern umhüllt die Muskelfaser mehr sackartig.

Auch ist die Kapsel viel weniger geräumig. Dagegen sehen wir sehr häufig an derselben Muskelfaser 2 oder auch 3 Spindeln angebracht, und sind dieselben von beträchtlicher Länge. Die Muskelfaser hat, wie bei der Schlange, einen geringen Durchmesser, zeigt eine ansehnliche Kernanhäufung und eine, wenn

auch nicht beträchtliche Verdickung in der Gegend des Nerveneintritts. Wir finden auch hier eine Anhäufung des „Sarcoplasma" in spindelförmiger Gestalt, doch ist die Querstreifung nicht so häufig ganz verschwunden. Während bei der Schlange der Modus der Nervenversorgung ein sehr gleichmässiger ist, waltet bei der Eidechse eine grössere Mannigfaltigkeit vor.

Oft tritt der Nerv in die Kapsel ein, seine Henle'sche Scheide verlierend, um sich dann in zwei Aeste zu spalten, die in entgegengesetzter Richtung weiter gehen. In anderen Fällen folgt die Nervenfaser nur in einer Richtung, oder kann einfach enden oder auch vorerst noch Seitenzweige abgeben. Ist der Nerv in die Kapsel eingetreten, so behält er seine Schwann'sche Scheide und seine Myelinschichte bei bis nahe ans Ende.

Wie die Nervenfaser nun endigt, sich mit der Muskelfaser verknüpft, darüber belehren uns am besten die Figuren, die wegen der Wichtigkeit des Gegenstandes mit besonderer Genauigkeit gezeichnet wurden.

Fig. 2 zeigt uns eine Spindel, an welcher der Nerv sich in zwei Aeste theilt, der eine Ast endet einfach in einem Plättchen, an dem anderen zeigt sich ein Verhältniss, auf welches die Aufmerksamkeit noch nicht gelenkt worden ist. Wir sehen nämlich, dass an einer Ranvier'schen Einschnürung ein ganz kurzes Nervenfäserchen abgegeben wird, das in einer Platte endet, vermittelst welcher der Nerv mit der Muskelfaser sich verknüpft. Ich war bei der Darstellung einer Reihe von Präparaten so glücklich, die Muskelfasern mit ihren Kernen blass, die Nervenfasern jedoch besonders in ihren Endausläufern intensiv blau zu färben, so dass ich auf diese Weise Präparate erzielte, die keine Missdeutung zuliessen (s. Fig. 5).

Fig. 3 und 4 stammen beide von derselben Muskelfaser; während bei Fig. 3 der Nerv sich etwas ausbreitet und also plattenartig den Muskel berührt, sehen wir bei Fig. 4 nur eine allmähliche Verdünnung ohne solche Endplatte.

Fig. 5 zeigt uns dann das schon erwähnte Strukturverhältniss, wo von der Ranvier'schen Einschnürung der kurze Fortsatz abgegeben wird und sich mit dem Muskel verbindet.

Ich möchte hier noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der leicht zu Täuschungen Anlass geben kann. Man findet nämlich häufig in der Substanz des Muskelfaser unter dem Sarcolemma

dunkelblau gefärbte Fasern, an denen oft ein Kern haftet. Diese können sehr leicht mit Nervenfasern verwechselt werden. Was hier vorliegt, ist eine dickere Faser des Gerlach'schen Fasernetzes (wie ich es gern nennen möchte), dieselbe Substanz, die auch als Sarcoplasma beschrieben ist. Diese sich dunkel färbende Substanz durchzieht in Längenzügen die contractile Substanz und hat in regelmässigen Intervallen Verdickungen und Querfasern, die die Querstreifung des Muskels erzeugen und die Ansicht hervorrufen, als bestände die quergestreifte Muskulatur aus Schichten von zweierlei Substanz.

Ich bin überzeugt, dass das letztere nicht der Fall ist, kann aber hier nicht weiter auf diesen Gegenstand eingehen. Unter diesen Fasern giebt es nun feinere (die Mehrzahl) und dickere, und wenn, wie gesagt, die Nervenfaser etwa ohne eine Platte gerade auf eine solche dickere Faser trifft, indem sie an den Muskel sich ansetzt, so sieht es aus, als ob der Nerv in eine dünne myelinfreie Faser ausliefe und auf grössere Strecken der Muskelfaser folge.

Die Fälle aber, wo der Nerv in einer Platte endigt und keine solche Faser vorhanden ist, beweisen, dass jenes Verhältniss nur ein zufälliges ist, und der Nerv beliebig sich der contraktilen Substanz und dem sog. Sarcoplasma oder Gerlachschen Fasernetz anschmiegt.

Muskelspindeln des Frosches.

Während bei der Schlange die spindelartige Form dieser Organe durch den Bau und die Configuration der Kapsel hervorgebracht wird, wird dieselbe beim Frosche dadurch erzeugt, dass die Muskelfasern selber im Bereich der Umhüllung ganz bedeutend grössere Dimensionen annehmen, als da, wo sie frei und unbedeckt sind. Die Kapsel selber ist, was die Dicke ihrer Wandung anbetrifft, im Vergleich zur Spindel der Schlange sehr mässig entwickelt und liegt dem Muskelbündel ziemlich dicht an, so dass nur ein enger Lymphraum zu Stande kommt.

Die Spindelmuskeln zeigen dieselben Veränderungen in der Nähe des Nerveneintritts, wie bei der Schlange. Wir sehen hier eine enorme Kernanhäufung, die öfters so dicht ist, dass fast der ganze Inhalt des Sarcolemmaschlauchs durch Kerne ersetzt zu sein scheint.

Nicht selten erscheint diese Stelle der Muskelfaser längsgestreift durch die Längsfasern der Gerlach'schen Fasernetze. Dass zum Aufbau der Spindel beim Frosch fast immer eine Anzahl von Fasern verwendet wird, ist schon erwähnt; doch ist es für die Deutung dieser Organe wichtig zu wissen, dass Spindeln mit einer einzigen Muskelfaser auch beim Frosche vorkommen. Mir sind wenigstens vier solche Spindeln begegnet, freilich wenige, da ich doch hunderte von solchen mehr oder weniger genau untersucht habe. Oefters kommt es vor, dass an einer Gruppe von Muskelfasern nicht die Gesammtheit der Fasern von einer Kapsel umhüllt wird, sondern dass sich die Muskelfasern auf eine Anzahl von Kapseln vertheilen, die manchmal nahe bei einander liegen, manchmal grössere Zwischenräume zwischen sich lassen. Manchmal treten auch zwei Spindelnerven an eine Spindel.

Während bei der Schlange und Eidechse der Spindelnerv sich nicht merklich von den motorischen Nerven unterscheidet, ist er bei dem Frosche von einer auffallenden Dicke und von entsprechend weiter Henle'scher Scheide umgeben, wahrscheinlich weil er eine ganze Anzahl von Muskelfasern zu versorgen hat.

Man kann sich eine Froschspindel leicht zur Ansicht verschaffen, wenn man ein etwa 2 mm dickes Stück des Sternoradialis nach unserer Methode behandelt, in 4—6 Bündelchen zerlegt, dieselben in Glycerin unter das Deckglas bringt und einem entsprechendem Drucke aussetzt. Untersucht man nun mit einer schwachen Vergrösserung, so wird bald der dicke Nerv in's Auge fallen, der an eine dunkelgefärbte Stelle im Präparate herantritt. Es wird natürlich angenommen, dass die überfärbten Muskeln mit Essigsäure behandelt waren, oder dass man es mit nicht überfärbtem Material zu that.

Bringt man nun das Bündel, welches die dunkelgefärbte Muskelpartie enthält, auf einen neuen Objektträger, zerzupft und zerdrückt abermals, so kann man mit einer mittelstarken Vergrösserung untersuchen, wird aber nicht viel mehr sehen als das, was die Abbildung von Koelliker, aus einer früheren Zeit stammend, zeigt. Man sieht eben bloss die starke Nervenfaser sich verlieren in einer Masse, die aus Kernen zu bestehen scheint, dass der Nerv sich theilt, und dass man es wohl mit eigenthümlichen Ranvier'schen Internodien zu thun hat. Man steht hier vor einem Präparat, das wenig Hoffnung macht, weitere Einsicht

in seine Structur erlangen und das Schicksal der Nerven bis zu seinem Ende verfolgen zu können. Doch glaube ich auf folgende Weise mir über diesen Punkt befriedigende Auskunft verschafft zu haben.

Ich verwende Borax-Glycerin (in einem Uhrglase) und verdünnte Salzsäure (ein Tropfen auf etwa 4 ccm Wasser). Ich verschaffe mir ein möglichst kleines Muskelbündelchen, das noch eine Spindel enthält, bringe es auf einen Objectträger und füge ein Tröpfchen von dem Borax-Glycerin dazu. Nun bringe ich mit Glasstab oder Pipette einen Tropfen der verdünnten Salzsäure hinzu. Das Glycerin hatte ich zuerst daraufgebracht, damit die Wirkung der Säure eine recht langsame sein möchte. Ich lasse nun die Säure einwirken, füge auch mehr hinzu, bis die Muskeln ihre blaue Farbe mit einer röthlichen vertauscht haben, doch darf die Einwirkung der Säure nicht so weit fortgesetzt werden, dass die Nervenfasern ihre blaue Farbe einbüssen.

Zu dieser Untersuchung kann man nur stark überfärbtes Material benutzen. Die Säure entfärbt eben die Muskelkerne schneller als die Nervenfasern. Mit einer schwachen Vergrösserung kann man den Process überwachen und die Wirkung der Säure unterbrechen, die man so stark als möglich einwirken lässt, aber ohne den Nebenfasern ihre blaue Farbe zu rauben. Scheint nun die Säurewirkung genügend, so lege ich mit der Nadelspitze (schnell) das Muskelbündel in einen Tropfen des Borax-Glycerin, und von diesem wohl in einen zweiten; das Präparat, welches röthlich aussah, nimmt wieder einen bläulichen Ton an.

Nun bringe ich das Bündel unter ein Deckglas in Glycerin und presse es gehörig mit der Nadel aus und untersuche mit einer mittelstarken Vergrösserung. Man kann dann meistens den Verlauf der Nerven erkennen, wie oft die Hauptfaser sich spaltet, auch die Zweige zweiter Ordnung ein Stück Wegs, doch bleibt noch vieles unklar. Nun bringe ich das Präparat unter die Immersionslinse und schiebe den Tubus auf das Deckglas hinunter und übe mit demselben einen gelinden Druck aus, durch welchen ich beabsichtige, die Kapsel zum bersten zu bringen und die Muskelfasern auseinander zu legen.

Dieses Zerdrücken wiederhole ich nun verschiedene Male, inzwischen mit dem Auge untersuchend, bis mir das Präparat so günstig erscheint, als es die Umstände erlauben. In vielen

Fällen erreiche ich mein Ziel nicht, doch trifft es sich selten, dass nicht irgend etwas über den Bau der Spindel zu Tage gefördert würde.

Niemals wird man alle Nervenzweige bis an ihr Ende verfolgen können, aber in glücklich ausgefallenen Präparaten ist es doch der Fall, dass man an mehreren Zweigen dies zu thun vermag.

In Figur 6 habe ich eine Spindel mit zwei Muskelfasern diagrammatisch dargestellt, in der ich die Thatsachen, die ich an einer Anzahl von Spindeln zu Tage gefördert habe, zusammen bringe. Der Verlauf der Nervenfasern ist bei der Spindel des Frosches ein sehr mannigfacher.

Nachdem der Nerv in die Kapsel eingetreten und dort seine Henle'sche (nicht die Schwann'sche) Scheide in die Kapsel übergegangen ist, theilt er sich bald in zwei Aeste, und diese wiederum in zwei oder drei, nach der Zahl der Muskelfasern, die zu versorgen sind. Charakteristisch ist, dass die Nervenfasern, die ihre Schwann'sche Scheide und Myelin beibehalten, hier eigenthümliche kurze Internodien bilden, die oft ganz bizarre Formen annehmen und häufig Keulen bilden, die an einem Ende enorm dick sind, am anderen sehr dünn.

Der Verlauf der Nerven ist merkwürdig gewunden und unregelmässig. Eine Faser läuft eine Strecke weit bis zur Mitte der Spindel und nimmt dann die entgegengesetzte Richtung ein, dreht sich auch wohl wieder zur ursprünglichen Richtung zurück. Es kommt auch vor, dass der Nerv die Spindel mehr im rechten Winkel trifft, in der Mitte derselben, und dass die Nervenfasern sich ganz um das Muskelbündel herumwinden.

Besonders gegen das Ende zu haben die Nervenfasern die Neigung sich weiter zu spalten, und für die Mehrzahl der Fälle gilt das Gesetz, dass jede Muskelfaser mit zwei und mehr Nervenendfasern versorgt wird.

Der wichtigste Punkt ist natürlich, wie die Nerven endigen. Obgleich bei der Menge der Kerne die Beantwortung dieser Frage ihre Schwierigkeit hat, so habe ich mich doch überzeugt, dass dem Princip nach die Endigungsweise gerade so ist, wie bei der Eidechse.

Die myelinhaltige Faser giebt keine myelinfreie Endfaser ab. In der Mehrzahl der Fälle bilden die letzten Segmente der

Fasern konisch sich zuspitzende Glieder, deren Ende mit einer Muskelfaser verklebt ist. In selteneren Fällen kommt es zur Bildung einer Art Endplatte.

Fig. 7 und 8 zeigen solche Endfasern, die an zerdrückten Spindeln gewonnen wurden. Wie bei der Eidechse, so gehen auch von den Ranvier'schen Einschnürungen kurze Seitenzweige ab (Fig. 7, *L*), die sich mit der Muskelfaser verbinden.

Ich glaube sagen zu können, dass die Figur 6 einen sehr richtigen Einblick in die Structur dieser Organe gewährt. Obgleich sie dem Histologen manche Schwierigkeit bieten, so kann ich doch die Arbeit vom physiologischen Standpunkt aus nicht so hoch stellen, da man ja an den Spindeln der Eidechsen so klar und deutlich sehen kann, welche Principien hier obwalten.

Ehe ich diesen Gegenstand abschliesse, erlaube ich mir noch auf die Beschreibung der Spindeln von Dogiel einzugehen, da ich in mehreren Punkten ihm nicht beistimmen kann.

Dogiel sagt, dass die Nervenfaser sich auf der Spindel hinziehe und dieselbe umranke. Wenn er damit meint, dass dieses auf der Scheide geschehe, so kann ich diese Beobachtung nicht unterstützen.

Dann behauptet er, dass die Nervenfaser ihre Schwann-sche Scheide und Marksubstanz verliere, wobei die erstere mit der Kapselhülle verschmelze. Meine Beobachtungen über diesen Punkt geben ein ganz verschiedenes Resultat. Was mit der Kapsel verschmilzt, ist nicht die Schwann'sche Scheide, sondern die Henle'sche Scheide, denn unter der Kapsel bilden sich ja die schlangenartig verlaufenden Nervenfasern mit ihren kurzen Internodien und winden sich zwischen den Muskelfasern herum.

Wäre die Schwann'sche Scheide und das Myelin verschwunden, so könnte von solchen Bildungen nicht die Rede sein. Dass nackte Nervenfasern innerhalb der Spindelhülle zu finden sind, ist mir auch nicht begegnet, und von einem Uebergang dieser nackten Nerven in feinste varicöse Fibrillen, „die sich über die Oberfläche der Spindel hinranken", konnte ich auch nichts sehen.

Die Spindel des Frosches ist kein einheitliches Organ; die Nerven haben mit der Spindel als Ganzes gar nichts zu thun. Es fragt sich vielmehr, wie verhält sich die Nervenfaser zu dieser oder jener Muskelfaser, aus der die Spindel besteht? Ueberhaupt halte ich es nicht für möglich, an einer unversehrten Frosch-

spindel die Nervenendigungen nachweisen zu wollen. Diese Organe sind viel zu massiv und dick, wir haben es mit einem solchen Convolut von Nervenfasern etc. zu thun, dass man ohne Zerlegung der Spindel unmöglich zu einer klaren Einsicht über die Verhältnisse kommen kann.

Zwar haben Hubert und DeWitt in ihrer Arbeit im Journal of Comparative Neurology Vol. VII No. 3 und 4 March 1898 die Ansicht von Dogiel unterstützt, und das an Schnitten, die jenen Einwurf beseitigen würden, und dadurch, dass sie auch solche varicöse Endfaserchen bringen und zeichnen.

Indessen ist die Abbildung von Huber und DeWitt (von mehreren Schnitten) nicht der Art, dass sie einen Einblick gäbe von dem Plane, der hier an diesen Objekten vorliegt. In den Querschnitten bringen sie in Figur 26 drei blaue Pünktchen zwischen 6—7 Querschnitten von Spindel-Muskelfasern, also die Mehrzahl der Muskelfasern hat gar keine solche Endfasern, und in Fig. 27 sind es sieben Pünktchen auf sechs Muskelfasern, mehrere davon haben gar keine. Die Pünktchen (blau) sollen die Querschnitte von Endfibrillen sein. In Fig. 26 sind zwei derselben übrigens in ziemlicher Entfernung von den Muskelfasern. Man dürfte wohl fragen, ob diese Pünktchen nicht etwas anderes sein könnten.

Ich meinerseits kann nun einmal Präparaten, an denen man die Henle'sche und Schwann'sche Scheide mit einander verwechselt, kein Zutrauen schenken. Da nun aber beide Beobachter doch varicöse Fäserchen gesehen haben, habe ich mir diese Beobachtungen auf folgende Weise erklärt.

Wenn man über die Structur der Muskeln mit Hülfe unserer Methode sich aufzuklären versucht, so kommt man, besonders durch Beobachtungen an den Muskeln des Sprungbeins der Heuschrecke zu der Ueberzeugung, dass die homogene Substanz, aus der die Hauptmasse des Muskels besteht, durchzogen wird von einem Neztwerk oder Gitterwerk, das hauptsächlich aus Längsfasern, die sich dunkel färben wie Nervenfasern, besteht, und die in regelmässigen Zwischenräumen mit Verdickungen oder Varicositäten versorgt und durch Querfasern verbunden sind. Sind die Verdickungen regelmässig angeordnet in Reihen, die rechtwinkelig zur Längsachse der Muskelfaser stehen, so wird dadurch der Eindruck hervorgebracht, als habe man an jenen Stellen eine

andere Substanz vor sich und man meint, die quergestreifte Faser bestehe aus Schichten von zweierlei Substanzen, und so scheint die Structur der meisten Muskelfasern zu sein. Manchmal ist aber die Ordnung der Verdickungen nicht so regelmässig und dann tritt die Längsstreifung mehr zu Tage, man sieht dann längliche Fasern mit Varicositäten.

Nun meine ich, dass die Beobachtungen von Dogiel, Huber und DeWitt so zu erklären seien, dass diese Längsfäserchen, die in den Spindel-Muskeln sich gut präsentiren, gefärbt worden sind und als Ausläufer der Nervenfasern angesehen worden sind.

Da mit unserer Methode die feinen Nerven, die den Kapillaren direkt ansitzen, demonstrirt werden können, und auch ein feines Buschwerk von feinen Nervenfasern in den Papillen der Froschzunge, so kann ich nicht recht glauben, dass ich solche Büschel von Nervenfasern hätte übersehen können, wie Dogiel und Hubert und DeWitt sie zeichnen.

Die Froschmuskeln übertreffen die der Schlange und Eidechse in dem Punkte, dass man hier am leichtesten die motorischen Nerven finden kann, mit denen die Muskelfasern, die in die Spindel eintreten, versehen sind, gerade wie die benachbarten gewöhnlichen Muskelfasern.

Diesen Punkt habe ich in meiner ersten Arbeit hinreichend besprochen. Ich habe seitdem aber ein Präparat erzielt, an dem die beiden Arten von Nerven, sowohl der Spindelnerv als die motorischen Nerven dicht bei einander liegen, dass beide mit einem Blick übersehen werden konnten. Meistens sind die motorischen Nerven nicht so gar weit von der Spindel entfernt. Es kommt auch vor, dass motorische Fasern in der Hülle der Spindelnerven sich an die Muskelfaser heranbegeben.

Das Präparat, welches beides, den Spindelnerv und die motorischen Nerven, zeigt, liegt in Fig. 9 vor.

In dieser Figur sehen wir den dicken Spindelnerven (*S. N.*) aus dem Nervenbündel hervortreten, aus dem auch die motorischen Nerven (*M. N.*) stammen. Die Spindel, durch Druck der Beobachtung zugängig gemacht, erlaubt aber die Verfolgung der Nervenfaser. Sie verliert sich, nachdem sie sich in mehrere Zweige gespalten hat, in der dunkel gefärbten Masse, bestehend aus Muskelfasern mit grosser Kernanhäufung.

Für die Deutung der Spindel ist es sehr wichtig zu zeigen,

dass die Muskelfasern, die zum Aufbau derselben verwandt werden, ihre eigenen motorischen Nervenendigungen haben, und diese findet man (in stärkerer Vergrösserung) in Fig. 10. Diese entspricht der Gegend von Fig. 9, die mit *m m m m* eingeschlossen ist; sie stammt zwar von einem anderen Präparat, bringt aber ganz dasselbe, was das Präparat der Fig. 9 aufgewiesen hätte. Schon die ungewöhnliche Stärke des Spindelnerven zeigt deutlich, dass dieses nicht ein gewöhnlicher motorischer Nerv ist; dazu kommt noch, dass ja die Muskelfasern, die zum Aufbau der Spindel verwendet werden, ihre eigenen motorischen Nerven haben.

Ich würde den Leser bitten, noch einen genaueren Blick auf die Endfasern des motorischen Nerven zu werfen, besonders die der langen Muskelfaser anheftende Faser zu beachten.

Man sieht hier so deutlich, als man es nur wünschen kann, dass die Endfaser streckenweise (*c*, *c*. *c*) mit der Muskelfaser verklebt ist, stellenweise aber in Bogen von der Muskelfaser absteht, und dass der zugehörige Kern *E* deutlich abseits der Muskelfaser liegt. Wenn daher Ranvier in seinem Werk „Technisches Lehrbuch der Histologie“ sagt: „Die anderen (myelinfreien Nervenendfasern) liegen ganz sicher innerhalb dieser Membran (des Sarcolemms), denn sie sind niemals ausserhalb der Grenze des Muskelbündels zu sehen, selbst wenn das Endbüschel im Profil erscheint“, so ist das ganz entschieden falsch. Gerade die motorischen Nervenendigungen der Muskelfasern, die zur Spindel gehören, zeigen diese abstehenden Endfasern sehr häufig und dürften Ranvier's Ansichten ändern.

Die Spindeln des Frosches mögen wegen ihrer zu grossen Zahl von feinen Muskelfasern und ihrer enormen Kernanhäufung zu der Ansicht verführt haben, dass es sich hier um Proliferationsvorgänge des Muskelgewebes handle. Es giebt nun aber auch beim Frosche Spindeln mit einer einzigen Muskelfaser, und diese zeigen, dass es sich nicht um Muskelfaservermehrung handelt. Freilich sind sie selten. Fig. 11 bringt aber eine solche einfaserige Spindel und zeigt zugleich die Art und Weise, wie der Spindelnerv endigt. In diesem Falle hat die Natur selber eine einzelne Faser isolirt und finden wir dieselben Verhältnisse wie an den bisher beschriebenen Muskelfasern, die aus einer complicirteren Spindel stammen.

Seit meiner ersten Arbeit ist eine Arbeit von Dr. Betten, London, erschienen, in welcher nachgewiesen wird, dass die Spindeln in Krankheiten der motorischen Nerven nicht entarten und interessant in dieser Beziehung ist besonders ein Fall, beschrieben von Laura Foster in Virchow's Archiv, wo bei totaler Entartung der Nerven und Muskeln der unteren Extremität in Folge von einer destructiven Entzündung des Rückenmarkes doch die Spindeln unversehrt zu finden waren.

Ehe ich über diesen Gegenstand abschliesse, möchte ich noch einmal darauf aufmerksam machen, dass die Schlangenmuskeln am schönsten die Hauptstructurverhältnisse der Spindeln darlegen, dass die Eidechsenmuskeln die Endigungsweise des Spindelnerven am besten zeigen, und dass die Froschmuskeln am besten dazu geeignet sind, die beiderlei Nerven — also neben dem Spindelnerven die motorischen Nerven — aufzufinden, und damit würde man einen vollkommenen Einblick in die Structurverhältnisse dieser Organe sich verschafft haben.

Was nun die Function dieser Organe betrifft, so giebt es doch noch mehrere Fragen zu beantworten.

Einmal, wenn man sich dabei beruhigt sie als sensorische Organe anzusehen, warum findet man sie z. B. in der Zunge nicht und nicht in anderen Theilen? Ferner, was empfinden sie, ist es der seitliche Druck, oder ist es der Contractionszustand der Muskelfaser? Die Thatsache, dass sie an Muskelfasern mit motorischen Nerven versehen angeheftet sind, würde für letztere Ansicht sprechen.

Interessant wäre es die Arbeit von Sachs zu wiederholen und zu sehen, ob die der Entartung entgangenen Nervenfasern in Spindeln einlaufen, und wie weit die Spindelmuskeln von der Entartung verschont geblieben sind — wenn überhaupt.

Die Structur der motorischen Endplatte; deren Kerne und Bedeutung derselben.

Die zweite Frage, die ich in meiner früheren Arbeit nicht zu meiner Zufriedenheit lösen konnte, war die Interpretation der Kerne, die man aus den Endhügeln oder Endplatten der motorischen Nerven findet.

Bekanntlich gehen nach Kölliker (Gewebelehre, pg. 387) die Ansichten über diesen Punkt noch auseinander. Kölliker selber

sagt darüber pag. 385: „Entweder entsteht dieselbe — die feine körnige Substanz, die die Kerne umringt — durch eine Wucherung der Zellen der Schwannschen Scheide, die auch bei den Endplatten die blassen Endäste der Achsencylinder bekleiden, und würde sich so erklären, dass diese granulirte Substanz Kerne enthält, die nicht an den Endfasern direkt ansitzen (Sohlenkerne Kühne, Noyaux fondamentaux, Ranvier). Oder es ist dieselbe sammt den eben erwähnten Kernen eine Fortsetzung der Henle'schen Nervenscheide, welche, wie Krause annimmt, die gesammte Endplatte umhüllt und mit dem Sarcolemma verbindet, eine Auffassung, welche eine epilemmale Lage der Rouget'schen Endplatten voraussetzen würde."

Es ist kürzlich von Huber und DeWitt die schon erwähnte Arbeit erschienen, in welcher die Verwirrung, die hier herrscht, noch vergrössert worden ist, indem sie behaupten, dass an den motorischen Endfasern beim Frosch und anderen Thieren gar keine Kerne der Schwann'schen Scheide vorhanden sind. Sie sagen pag. 183: „In our sections we have recognized the nuclei described by Kölliker, Ranvier and others, which form a part of what is regarded as the hypolemmal portion of the axiscylinder.

The nuclei in question are described as the nuclei of the sheath of Schwann accompanying the ramifications of the axiscylinder.

That the terminal branches of the axiscylinder are not invested with a continuation of the sheath of Schwann we have already tried to show but such nuclei, if present, could not therefore be regarded as nuclei of this sheath. In our section nuclei are sometimes found very near one or the other of the hypolemmal branches of the axiscylinder as at *a* & *b* of Fig. 12 may show. The differential staining used by us and the use of the micrometer screw of the microscope enable us to state that such nuclei are not a part of the terminal branches but are always more or less distinctly seperated from them. Such nuclei have no doubt been interpreted as nuclei of the hypolemmal branches in gold preparations where such differentiation is not always possible."

Ich weiss nicht, was Kühne und Kölliker zu dieser neuen Entdeckung sagen werden. Mir bleibt es unerklärlich, wie Jemand die Existenz dieser Kerne, besonders an den Frosch-

muskeln, leugnen kann. Tausende von Endigungen habe ich betrachtet und noch nie ist mir ein Zweifel aufgestiegen, dass jene Fasern und die ihnen anhaftenden Kerne etwa nicht zusammengehören. Besonders wenn man eine Endigung zur Beobachtung bekommt, die auf einem leeren Sarcolemmaschlauch liegt, kann man sich von der Richtigkeit der bisher acceptirten Ansicht überzeugen.

Und doch sollten die Vertreter der hypolemmalen Theorie diese Ansicht mit Freuden begrüssen, denn diese Kerne werden der Theorie doch noch den Todesstoss geben — wie ich weiter unten ausführen will.

Wir nehmen also an, dass die Endfasern ihre Kerne haben und suchen sie zu erklären.

Will man über die Kerne der Endapparate ins Klare kommen, so muss man die Nervenscheiden genau studiren. Thut man das, so wird man über die Kerne Sicherheit gewinnen und sich auch über die Lage der Endfasern, ob auf oder unter dem Sarcolemma liegend, die richtige Ansicht verschaffen.

Es ist unserer Methode das Lob gespendet worden, dass sie besonders die Nervenscheiden ungewöhnlich schön und deutlich zeige.

Ich glaube sagen zu können, dass sie es thut, und erst seitdem ich sie anwende, bin ich über die Structurverhältnisse der Scheide ins Klare gekommen.

Sie hat mir vor allem aufs deutlichste gezeigt, dass die Henle'sche Scheide in der Nähe der Stelle, wo die Markschicht aufhört, auch aufhört — beim Frosche —, dass die Nervenfaser hier aus der Scheide hervortritt, wie ein Arm aus dem Aermel. Besonders schön und deutlich kann man dieses sehen in den Muskeln der Zunge, wo die Scheide weit offen ist, dass wohl 4—6 solcher Nervenfasern, wie sie sich dort finden, Platz hätten. Aber auch in anderen Muskeln kann man dasselbe finden. In der Mehrzahl der Fälle allerdings läuft die Scheide mehr konisch zu, aber man kann in den meisten Fällen genau sehen, wo die Scheide aufhört, da eben die sie bekleidenden Endothelialzellen blau gefärbt sind.

Es ist dieses Verhältniss auch nicht ohne physiologisches Interesse. Wir sehen hier nämlich eine (die Haupt-) Abflussstelle für die Cerebrospinalflüssigkeit. Könnte der Abfluss derselben nicht durch Muskel-Uebung gesteigert werden?

Ganz dieselben Verhältnisse fand ich (wie ich in der ersten Arbeit beschrieben) an den dünneren Muskelfasern der Schlange; auch hier hört die Henle'sche Scheide auf, ehe die Nervenfaser die Muskelfaser berührt, und in Folge dessen liegen die Endfasern mit ihren Kernen und Plättchen scharf und deutlich vor Augen.

Anders steht es mit den Endfasern auf den dickeren Muskelfasern der Schlange, denen der Eidechse und derjenigen Thiere, die eine „Endplatte" haben. Hier sieht man eben die Kerne in eine protoplasmatische Masse gehüllt, die die Umrisse von Kernen und Endfasern umschleiert.

Hätte ich nun nicht, durch die eben genannten Beobachtungen befangen, meinen Augen misstraut und ruhig angenommen, dass auf den gröberen Muskelfasern der Schlange eben, wie es der Augenschein lehrt, die Henle'sche Scheide auf die Endfasern übergeht, so wäre ich früher schon auf den richtigen Sachverhalt gekommen.

Die Untersuchung der Eidechsenmuskeln zeigte mir nun deutlich, dass die Henle'sche Scheide in der That auf die Endzweige der Nerven sich fortsetzt und sich mit der Muskelfaser verbindet.

Bei der Untersuchung einer Endplatte der Eidechse finde ich dasselbe, was die Abbildung von Kühne giebt; nur würde ich die Nervenfasern nicht ganz so breit zeichnen.

Ich unterscheide also an derselben die Endfasern der Nerven, zweierlei Kerne und die feinkörnige protoplasmatische Substanz, die die genannten Gebilde einhüllt und die Umrisse umschleiert.

Wichtig ist, dass man oft Kerne die Nervenfasern kreuzen sieht. — Die Kerne sind zweierlei Art, dickere mehr rundliche und dunkler sich färbende, ovale, flache, heller sich färbende. Die letzteren haben ganz das Gepräge von Kernen, wie man sie in Endothelialzellen sieht; und da man sie auch von der Kante und seitlich zu sehen bekommt, so kann man nicht anders, als sie so auffassen. Da man nun auch ferner die Henle'sche Scheide sich auf die Endplatte fortsetzen sieht, diese aber immer mit Endothelialzellen ausgekleidet ist, so kann man ja gar nicht anders, als diese Kerne als den Zellen angehörend betrachten, die die Henle'sche Scheide auskleiden. Die genannte protoplasmatische Substanz würde demnach die Körper der Zellen

selber ausmachen, und die anderen Structurelemente dem Auge wenigstens überdecken. Die übrigen Kerne aber finde ich keine Schwierigkeit den Nervenendfasern zuzuschreiben, der dort existirenden Schwann'schen Scheide angehörend.

Ich theile also nicht wie Kölliker die Kerne der einen oder anderen Membran zu, sondern vertheile sie auf beide.

Wo Endfasern und Kerne also scharf und deutlich zu sehen sind, fehlt eben die Henle'sche Scheide, wo sie aber vorhanden ist, haben wir die sogenannte Sohlensubstanz von Kühne; die Endfasern zeigen sich nicht scharf und deutlich.

Es lassen sich mit unserer Methode gefärbte Querschnitte der Endplatten anfertigen ohne besondere Mühe (Kühne hatte grosse Schwierigkeit mit seiner Methode), und ich konnte mich überzeugen, dass für die Theorie, als habe man es hier mit einer Ansammlung von Sarcoplasma zu thun und dass so die Sohlen-Substanz zu stande käme, unsere Methode absolut keine Beweise bringt. Ich konnte nichts derartiges sehen. Ich kann auch nicht verstehen, wie Kühne die Schwierigkeit aus dem Wege räumt, die die Kerne bieten, welche die Endfasern kreuzen, die den Contact zwischen Nerv und Muskel ja verhindern würden.

Ich kann also nicht anders, als die Ansicht von Kühne umzudeuten; was er Sohlen-Kerne nennt, nenne ich Kappen-Kerne, und seine Sohlen-Substanz wäre Kappensubstanz.

Betrachtet man einen Nervenhügel, wie er seitlich an einer Muskelfaser ansitzt, indem er einen der Muskelfaser ansitzenden flachen Conus bildet, so kann ich nicht einsehen, was irgend wie dazu drängt, ihn unter das Sarcolemma zu verlegen, und hier komme ich nun auf die Lage der Endplatte zu sprechen.

Nie habe ich, nach der Betrachtung von tausenden von Nervenendigungen, Thatsachen vor Augen gehabt, die es plausibel gemacht hätten, die Nervenendigungen unter das Sarcolemma zu verlegen.

Wie einfach und klar aber ist alles, wie sind alle Schwierigkeiten hinweggeräumt, wenn man die Nervenfaser als auf dem Sarcolemma liegend annimmt: die kreuzenden Kerne sind über den Endfasern gelegen, die Sohlensubstanz ist einfach das Protoplasma der Endothelzellen der Henle'schen Scheide, und wo sind denn diese — wenn es die genannten Kerne nicht sind?

Da man ja direkt weder Sarcolemma noch Schwann'sche

Scheide sehen kann, so kann ich nicht verstehen, wie man „sehen" kann, dass der Nerv unter dem Sarcolemma liegt, dass „der Uebergang der Schwann'schen Nervenscheide in das Sarcolemm in der Profillage ohne weiteres zu beobachten" ist. An den tausenden von guten Präparaten, die ich untersucht habe, konnte ich das nicht beobachten. Der Augenschein spricht dagegen, und noch deutlicher aber die Kerne, wie ich oben angedeutet.

Früher, als man die Kerne der blassen Nervenfasern, als dem Achsencylinder selbst angehörend wohl auffassen durfte, machten diese Gebilde keine Schwierigkeit. Seitdem wir aber wissen, dass die eigentliche Nervenfaser ihren Kern einzig und allein in Zellen hat, die im Rückenmark, Gehirn, oder sonst einem Ganglion liegen, so müssen wir die Kerne an den feinsten Endfasern eben den Nervenscheiden zuschreiben, und von der Existenz dieser Scheiden habe ich mich wenigstens überzeugt — auch mit Hülfe meiner Methode. Werden Muskelbündel, die solche feine Fasern enthalten, zufällig oder absichtlich einem ziemlichen Druck angesetzt, dass sie gedehnt werden, so sieht man die gefärbte feine Nervenfaser anscheinend in kurze Fragmente zerlegt, und doch ist ihre Continuität nicht unterbrochen. Was geschehen ist, ist, dass der eigentliche Achsencylinder in Stücke zerfallen ist, dass diese aber durch die Scheide doch in Reihe und Glied gehalten werden.

Man kann sich nun auch durch Färben etc. mit der Immersionslinie von dem Vorhandensein der Scheide überzeugen. Kurz, eine Scheide haben sicher jene Endfasern, und, wie gesagt, die Kerne sind ein Beweis für dieselbe, da man sie der Nervensubstanz selber nicht zuschreiben kann.

Kölliker sagt bei der Besprechung dieses Punktes, „dass die Annahme einer unmittelbaren Berührung zwischen der contractilen Muskel-Substanz und den Nervenenden vom physiologischen Gesichtspunkt aus zusagender erscheint, als die einer Trennung bei der durch das, wenn auch noch so zarte Sarcolemma". Hier macht er aber der hypolemmalen Theorie ein zu grosses Zugeständniss. Bringt man auch die Nervenendfaser unter das Sarcolemma, so berühren Muskel und Nerv sich immer noch nicht. Sie sind durch die Schwann'sche Scheide, die mir nicht so sehr zart vorkommt, getrennt. Man müsste auch in diesem Falle eine Entblössung der Nervensubstanz (sollte es noth-

wendig sein) an kleinen Stellen annehmen, und thut man das, so kann man ja leicht Perforationen im Sarcolemma sowohl als im Neurilemm sich denken und die Nervenfaser als ganzes doch auf dem Sarcolemma lassen.

Etwas derartiges mag der Fall sein, wenigstens färbt sich die Seite der Nervenendfaser, die mit der Muskelfaser im Contact steht, etwas anders als die abgekehrte Seite.

Ich weiss nicht, wie man das Vorhandensein der Kerne anders erklären kann, als durch die Annahme, dass die Nervenfaser auf der Muskelfaser liegt, ausserhalb des Sarcolemma. Will Jemand diese Frage untersuchen, so würde ich sehr empfehlen, besonders die Muskeln der Zunge, des Halses und der vorderen Extremitäten zu untersuchen, weil man hier deutlich sehen kann, dass die Endfasern der Nerven dem Sarcolemma aussen ansitzen.

Ich wage zu hoffen, dass durch die angegebene Methode, die die Erforschung der Nerven in den Muskeln so leicht macht, besonders die Ansicht von Kölliker zu Recht kommen wird, dass die Nervenendigungen **auf** dem Sarcolemma liegen.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.)

Ueber einen neuen Farbstoff, namens „Kresofuchsin“.

Von

Dr. med. **Paul Röthig**,

Assistent am anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Hierzu Tafel XIV.

Vor Jahresfrist erhielt ich von dem hiesigen Chemiker Herrn Dr. L. Spiegel eine Probe eines von ihm hergestellten Farbstoffes, den er „Kresofuchsin“ nennt. Er gehört zu den basischen Farbstoffen, und auf ihm beruht vermuthlich die Färbung der elastischen Fasern durch die von C. Weigert im Jahre 1898 veröffentlichte Methode. In Nr. 8/9 des Bandes IX vom Central-

blatt für allgemeine Pathologie hatte Weigert eine neue Färbung des elastischen Gewebes angegeben, die sich seitdem Dank ihrer Exactheit und Leichtigkeit viele Freunde erworben hat. Die Färbung basirt auf der Bildung eines vorläufig noch unbekannten Farbstoffes, der eine grosse Verwandtschaft zum elastischen Gewebe besitzt. Auch Weigert hatte Proben des Kresofuchsins erhalten, doch sind seine Versuche damit nicht so befriedigend ausgefallen, wie mit der von ihm angegebenen Färbeflüssigkeit.

In den folgenden Zeilen will ich nun über meine eigenen Versuche mit dem Kresofuchsin berichten. Verwandt wurden dazu zwei Proben I und II, die sich wohl in alcoholischer Lösung etwas durch die Farbe von einander unterschieden, aber keine verschiedenen Resultate ergaben. Das Kresofuchsin ist ein amorphes Pulver von graublauer Farbe; es löst sich in Eisessig und Aceton leicht, schwerer dagegen aber doch noch reichlich in Alcohol, nur in geringer Menge in Wasser. Seine alcoholische Auflösung hat eine blaue, seine wässrige eine rothe Farbe. Vollkommen unlöslich ist es in Benzol. Wie in der Farbe, so unterscheiden sich auch in ihrem färberischen Verhalten den Substanzen des thierischen Körpers gegenüber die alcoholische und wässrige Lösung des Kresofuchsins wesentlich von einander: die alcoholische Lösung färbt das elastische Gewebe tiefblau, Schleim, Knorpel und Hornsubstanz röthlich, während die wässrige das elastische Gewebe vollkommen ungefärbt lässt, dagegen Schleim, Knorpel, Keratin, sowie auch die Kerne ganz intensiv roth tingirt. Es ist dies ein höchst eigenthümliches Verhalten, das mein Interesse in hohem Maasse fesselte. Ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass der Farbstoff zwei Componenten besitzt, von denen die eine Verwandtschaft zum Chromatin, Mucin, Chondrin und Keratin, die andere zum Elastin hat. In der alcoholischen Lösung kommt deutlich zum Ausdruck die Färbekraft des Kresofuchsins dem Elastin, Chondrin und Keratin, schwach die dem Mucin, garnicht die dem Chromatin gegenüber. In der wässrigen Lösung ist die eine Componente, welche die Färbung des elastischen Gewebes bedingt, eliminirt, und es bleibt übrig nur die Tingirung von Kernen, Knorpel, Schleim und Hornsubstanz.

Ich habe mit dem Farbstoff nicht allein das thierische Ge-

webe, sondern auch eine Reihe chemischer Substanzen desselben geprüft. Demgemäss muss sich auch mein Bericht in zwei Theile scheiden; in dem ersten werde ich die Färbung des thierischen Gewebes, in dem zweiten die der chemischen Substanzen schildern.

Erster Theil.

Bei der Färbung des thierischen Gewebes bin ich von einem Material ausgegangen, das in der in der mikroskopischen Technik üblichen Weise fixirt, gehärtet, eingebettet und mikrotomirt worden war. Bei der Wahl der Fixirungsflüssigkeiten ist man so gut wie unbeschränkt; ich habe schliesslich mit Vorliebe eine schwachalcoholische Sublimatlösung angewandt. Ich stellte mir dieselbe dadurch her, dass ich 9 Theile der conc. wässrigen Sublimatlösung (Heidenhain) mit 1 Theil 95 % Alcohol mischte. In dieser Fixationsflüssigkeit blieben die Objekte 24^h, wurden dann ausgewaschen, in Alcohol von steigender Concentration gehärtet, durch Jodzusatz zum Alcohol ihres Gehaltes an Sublimat befreit und schliesslich durch Xylol in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden mit dünnem Alcohol aufgeklebt und kamen der Reihe nach erst in Xylol, dann in absoluten Alcohol und schliesslich in die Farbstofflösung. Was letztere anbetrifft, so pflichte ich Weigert vollkommen darin bei, dass man mit einer einfachen Auflösung des Farbstoffes in Alcohol keine befriedigende Färbung erzielen kann. Erst wenn man, worauf ebenfalls Weigert schon aufmerksam gemacht hat, der Lösung Salzsäure zusetzt, werden die Resultate besser. Es ist dies ein Verhalten, wie es auch die Weigert'sche Originalflüssigkeit zeigt. Auch da ist ein geringer Salzsäurezusatz nöthig. Von Vortheil ist es aber ferner, wenn, wie es sich im Laufe meiner Versuche herausstellte, die Lösung des Kresofuchsins nicht allein Salzsäure sondern auch noch eine geringe Quantität Pikrinsäure enthällt. Ich stellte mir daraufhin die Färbeflüssigkeit in folgender Weise her: Es wurden 0,5 gr Kresofuchsin in 100 ccm 95 % Alcohol gelöst und dazu 3 ccm Salzsäure gesetzt. So erhällt man eine Stammlösung, in der noch Farbstoffpartikel ungelöst sind. Von ihr mischt man 40 ccm mit 24 ccm 95 % Alcohol und setzt dazu 32 gtt. einer Pikrinsäurelösung, in der auf 1 ccm conc. wässriger Pikrinsäurelösung 2 Theile aq. dest. kommen. Man hat also zwei Lösungen des Kresofuchsins:

I. die Stammlösung

Kresofuchsin	0,5	gr
Alcohol 95%	100,0	„
Salzsäure	3,0	„

II. die Farbeflüssigkeit

Stammlösung	40,0	ccm
Alcohol 95%	24,0	„
Pikrinsäure 1:2 aq. dest.	32	gtt.

Die Schnitte bleiben in der Färbeflüssigkeit 2^h oder beliebig länger. Selbst ein Aufenthalt bis zu 24^h schadet der Färbung nichts. Sie kommen dann in 95% Alkohol[1]), darauf in absoluten Alcohol und zwar nur solange, als nöthig ist, um den überschüssigen Farbstoff zu entfernen und die Schnitte wasserfrei zu machen. Sie werden nach Ueberführung in Xylol in Canadabalsam eingeschlossen.

Die so hergestellten Präparate zeigen die elastischen Fasern tiefblau gefärbt. Der Farbenton ist der gleiche wie bei dem Weigert'schen Verfahren. Hüten muss man sich, die Schnitte nach der Färbung in Wasser zu bringen, da die Färbung dann nachträglich wieder verloren geht. Zur Gegenfärbung empfiehlt sich am meisten eine Färbung mit Orange G. Von dem gelben Untergrund heben sich die Fasern gut ab. Will man eine Kernfärbung erzielen, so kann man mit Vortheil die Carmine, Boraxkarmin, Alaunkarmin, Lithionkarmin anwenden. Auch Hämatoxylin (Böhmer) ist brauchbar, nur muss man wegen des Gehaltes an Pikrinsäure in der Kresofuchsinlösung die Schnitte stark mit Hämatoxylin überfärben. Man lässt sie im Hämatoxylin 1^h und spühlt dann gründlich mit Leitungswasser ab; dann kommen sie in 55%, 70%, 95% und absoluten Alcohol und dann auf mehrere Stunden in die Farbe. Unter der Einwirkung der Kresofuchsinlösung geht die violette Farbe der Kerne verloren; sie geht über in ein dunkeles Braun bis Braunroth. Hat man noch Orange G angewandt, so erhält man folgendes Bild: Kerne braun, elastische Fasern blau, der Untergrund ist gelb.

Bei den verschiedensten Objekten, bei der Aorta vom Kaninchen, bei der Zunge vom Meerschweinchen, Maus und

1) Der Aufenthalt in 95% Alkohol muss solange gewählt werden, bis die Metachromasie des Knorpels (z. B. bei der Trachea) deutlich hervortritt.

Kaninchen, beim Kehlkopf vom Affen, bei der Luftröhre und dem Auge eines drei Wochen alten Hundes, beim Darm des Frosches und der Maus, bei einem Schnitt durch Haut und Ohrknorpel vom Schwein erhielt ich stets dieselben Resultate: die elastischen Fasern tiefblau, Knorpel, Schleim und Hornsubstanz roth gefärbt. Im Auge des Hundes erscheint die Descemetische Membran als ein breiter blauer Streifen; die Bowmann'sche Membran ist nicht gefärbt.

Die Figur auf Tafel XIV stellt einen Schnitt durch die Trachea des Hundes dar. Sie veranschaulicht die metachromatische Färbung des Knorpels, der intensiv roth gefärbt ist. Seine Farbe entspricht durchaus der Farbe des Präparates. Zugleich ist dieses Präparat geeignet, den enormen Reichthum der Luftröhre an elastischen Fasern zu veranschaulichen.

Die Metachromasie des Knorpels und ebenso die des Mucins und der Hornsubstanz tritt, was hervorgehoben werden muss, aber nur dann ein, wenn man die Kresofuchsinlösung allein, ohne Vor- und Nachfärbung anwendet.

Ich habe nun auch versucht, von den Organen eines eben getöteten Thieres Schnitte zu machen und sie mit der Kresofuchsinlösung zu färben. Auch dabei erhielt ich dieselben Resultate, wie bei den mit der Sublimatlösung vorbehandelten Objekten. So zeigte ein Schnitt durch die Lunge die elastischen Fasern tiefblau, ein Schnitt durch den Rippenknorpel den Knorpel roth gefärbt. Auch die Färbung von Schleim und Hornsubstanz tritt ein. Nach meiner Meinung muss es danach auch möglich sein, die elastischen Fasern im Sputum durch unseren Farbstoff darzustellen. Meine darauf hingerichteten Versuche sind freilich bis jetzt negativ ausgefallen, doch vielleicht werden sie auf diese Anregung hin von anderer Seite mit besserem Erfolge wiederholt.

Wenn man nun die oben aufgeführten Organe nicht mit der alcoholischen Lösung des Kresofuchsins, wie wir sie bis jetzt verwandten, sondern für die gleiche Zeitdauer mit einer conc. wässrigen Lösung desselben Farbstoffes behandelt, so ändern sich die Resultate. Man erziehlt keine Färbung des elastischen Gewebes, statt dessen sind die Zellkerne roth gefärbt. Die Färbung des Mucins, Chondrins und Keratins ist dieselbe, doch ist die des Schleims intensiver als bei Anwendung der alcoholischen Lösung. Wir können also den ersten Theil unserer Arbeit da-

mit schliessen, dass wir sagen: Kresofuchsin in alcoholischer Lösung färbt elastisches Gewebe blau, Schleim, Knorpel und Hornsubstanz roth; Kresofuchsin in conc. wässriger Lösung lässt elastisches Gewebe ungefärbt, färbt aber Kerne, Schleim, Knorpel und Hornsubstanz roth.

Zweiter Theil.

Die chemischen Substanzen, die ich auf ihre Färbbarkeit durch Kresofuchsin hin untersuchte, erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit der Herren Prof. Salkowski, Prof. Thierfelder und Prof. L. Lewin. Ich möchte ihnen hier an dieser Stelle noch einmal meinen herzlichsten Dank aussprechen. Zum Theil auch besorgte ich mir die Substanzen von Merk in Darmstadt und Grübler in Dresden. Meine Angaben über die untersuchten Substanzen in chemischer Beziehung sind, von der Färbbarkeit mit Kresofuchsin abgesehen, dem Lehrbuch der physiologischen Chemie von Olof Hammarsten (IV. Auflage, Wiesbaden 1899) entnommen.

Die Färbung der Substanzen geschah so, dass sie mit Wasser auf dem Deckglase verrieben wurden. Dann liess man die Flüssigkeit verdunsten und brachte nach gelinder Erwärmung das so hergerichtete Deckglas zum Theil direkt, zum Theil nach einem kurzen Aufenthalte in der alcoholischen Sublimatlösung, an die ein gleicher in 95 % Alcohol angeschlossen wurde, in die Farblösung. Ich schlug dies Verfahren ein, um die Verhältnisse, wie man sie an einem fixirten thierischen Objekt hat, nach Möglichkeit nachzuahmen. Hervorheben will ich aber gleich, dass die Resultate, die ich bei einer Behandlung der Substanzen mit der alcoholischen Sublimatlösung erhielt, sich kaum nennenswerth von denen unterschieden, die ich bekam, wenn ich das Deckgläschen nach dem Antrocknen sofort in die Kresofuchsinlösung brachte.

Die untersuchten Substanzen sind:

1. Mucine. Es standen mir zur Verfügung Gallenmucin und Mucin aus der Gl. submaxillaris des Hundes. Das Gallenmucin wird durch die conc. wässrige Lösung des Kresofuchins stark roth gefärbt; die alcoholische Lösung ergab dagegen unsichere Ergebnisse. Man bekam entweder überhaupt keine oder nur eine ganz schwache Rothfärbung

Das Submaxillarismucin erhielt ich durch Fällung des Submaxillarspeichels mit dünner Essigsäure. Hierbei erfolgte sowohl bei der conc. wässrigen wie bei der alkoholischen Lösung des Kresofuchsins eine deutliche Rothfärbung.

Diese Ergebnisse entsprechen denen vollkommen, die man bei der Färbung des Schleims im thierischen Gewebe erhält; auch dort führt die Färbung mit conc. wässriger Lösung zu einer starken, eine solche mit der alcoholischen Lösung zu einer ganz schwachen Rothfärbung.

2. Die Substanzen im Knorpelgewebe. In der Grundsubstanz des Knorpelgewebes sind nach C. Th. Mörner vier Substanzen enthalten, das Chondromukoid, das Kollagen, das Albumoid und die Chondroitinschwefelsäure. Letztere ist von Schmiedeberg genauer untersucht worden; sie liefert zwei Spaltungsprodukte, das Chondroitin und Chondrosin. Das letztgenannte enthält vermuthlich Glukuronsäure und Glukosamin. Von diesen Substanzen konnte ich das salzsaure Glukosamin und das chondroitinschwefelsaure Kali untersuchen. Das erstere ergab bei Anwendung der alcoholischen Kresofuchsinlösung eine nur schwache und nur stellenweise angedeutete, bei Verwendung der conc. wässrigen Lösung dagegen eine starke Rothfärbung. Ziemlich gleich starke Rothfärbung erzielte ich mit beiden Lösungen bei dem chondroitinschwefelsauren Kali.

Die Chondroitinschwefelsäure verbindet sich nach den Mittheilungen von Krawkow mit Eiweiss zu Amyloid. Demnach muss sich auch Amyloid mit Kresofuchsin roth färben; und das ist thatsächlich der Fall. Bei der amyloiden Substanz, die ich von Grübler bezog, erhielt ich bei Anwendung der beiden Lösungen des Kresofuchsins eine deutliche Rothfärbung. Ich meine daher, die Färbung des Knorpels ist sicher mit bedingt durch die Chondroitinschwefelsäure; ob durch sie allein veranlasst, kann ich nicht sagen, da ich über die anderen im Knorpel nachgewiesenen Substanzen leider nicht verfügte.

In conc. wässriger Lösung färbt, wie oben erwähnt, Kresofuchsin die Zellkerne roth. Dieselben enthalten eine Gruppe von Stoffen, die den Namen Nucleoproteide erhalten hat. Von Herrn Prof. Salkowski bekam ich Nucleoproteid, und ich erzielte mit ihnen bei Anwendung der conc. wässrigen Lösung unseres Farbstoffes eine intensive Rothfärbung, während die Färbung mit der

alkoholischen Lösung keinen Erfolg hatte — ein Ergebniss, das also dem am thierischen Gewebe gewonnenen durchaus entspricht. Nucleoproteid, Amyloid, Chondroitinschwefelsäure und Mucine gehören zu der grossen Gruppe der Proteide, Elastin und Keratin zu der der Albumoide, und wir können somit sagen, dass Kresofuchsin sowohl Vertreter der Proteide wie der Albumoide färbt.

Die Färbung des elastischen Gewebes durch das Kresofuchsin ist ebenso scharf und genau, wie die vermittelst der Weigert'schen Originalflüssigkeit erzielte. Sie ist auch lange haltbar; meine Präparate sind jetzt über ein Jahr alt und zeigen die elastischen Fasern noch ebenso schön gefärbt, wie am Tage ihrer Anfertigung. Die Herstellung der Kresofuchsinlösung ist ungleich einfacher wie die der Weigert'schen Färbeflüssigkeit. Auch sie zeichnet sich durch lange Haltbarkeit aus. Ich kann daher mit Fug und Recht den Farbstoff zur Färbung des elastischen Gewebes empfehlen. Es liegt mir dabei durchaus fern, das Verdienst von Weigert, ein neues Prinzip zur Färbung der elastischen Fasern gefunden zu haben, irgendwie zu schmälern oder auch nur eine Modifikation seiner Methode zu geben. Was ich wollte, war, die Aufmerksamkeit lenken auf einen neuen Farbstoff, brauchbar zur Färbung des elastischen Gewebes und ausgezeichnet durch eine eigenthümliche Metachromasie dem Schleim, Knorpel und der Hornsubstanz gegenüber. Meine Präparate haben meinem hochverehrten Chef, Herrn Geh.-Rath Hertwig vorgelegen, und ich schliesse meine Zeilen mit dem Ausdruck des Dankes für das Interesse und Wohlwollen, das er mir auch bei dieser Arbeit geschenkt hat.

Erklärung der Abbildung auf Tafel XIV.

Die Zeichnung ist angefertigt worden mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates; Ocular 2 und Objektiv AA.

Schnitt durch die Trachea eines drei Wochen alten Hundes, fixirt in alkoholischer Sublimatlösung, gefärbt mit Kresofuchsin allein. Es erscheinen die elastischen Fasern blau, der Knorpel intensiv roth.

Helminthologische Beobachtungen.

Von

Dr. v. Linstow in Göttingen.

Hierzu Tafel XV.

Spiroptera Corvi n. sp. (Fig. 1—2).

Herr Dr. Volz hatte die Güte, mir von Herrn Dr. Wolffhügel gefundene Nematoden-Larven zu schicken, die in 157 Corvus corone 12 mal, in 48 Corvus frugilegus 2 mal und in 76 Garrulus glandarius 2 mal beobachtet wurden, und zwar eingekapselt in der Leibeshöhle, besonders am Darm; die Kapseln sind durchschnittlich 1,03 mm lang und 0,79 mm breit und manche von ihnen enthalten mehrere Larven, was auch bei Trichina beobachtet ist; eine 1,38 mm lange und 0,51 mm breite Kapsel enthielt 4 Larven. Die Länge des Nematoden beträgt 1,20 mm und die Breite 0,068 mm; er ist also verhältnissmässig breit; die Cuticula ist dick und quergeringelt; am Kopfende steht dorsal und ventral ein conischer Vorsprung, der Oesophagus, der sehr lang ist, denn er nimmt $^1/_{1,4}$ der Gesammtlänge ein, ist mit der Mundöffnung durch ein Vestibulum verbunden, dessen Länge sich zu der des Oesophagus verhält wie 5 : 33; das kurze, abgerundete Schwanzende, das $^1/_{23}$ der ganzen Länge einnimmt, trägt ganz hinten kleine Stäbchen oder Kügelchen (Fig. 1).

Schon Ecker[1]) beobachtete die Larven in Krähen, die auch Filaria tricuspis beherbergten, in Cysten am Magen, Darm, Gekröse und in den Luftsäcken.

Auch Herbst[2]) hat offenbar diese Form gesehen aussen am Darm von Corvus cornix, C. corone, C. monedula, Pica caudata; auch hier wurde sie mit Filaria tricuspis zusammen gefunden; Ecker benennt sie garnicht, Herbst aber Trichina spiralis.

Was die Gattung betrifft, welcher diese Larve zuzuweisen ist, so bemerke ich, dass ich früher eine ganze Reihe ähnlicher

---

1) Müller's Archiv, Berlin 1845, pag. 501—507, Taf. XV, Fig. 1—4.

2) Nachr. d. Gesellsch. d. Univers. u. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen, Bd. 12, 1852, pag. 183—204.

Larven zur Filaria gestellt habe, weil Schneider die einzige Art, deren Entwicklung man kennt, die eine ganze ähnliche Larvenform hat, obtusa, mit Stossich zu Filaria stellt, während Leuckart und Marchi sie eine Spiroptera nennen.

Durch einen glücklichen Zufall erhielt ich vor kurzem eine grosse Anzahl gut conservirter Exemplare dieser Art von Herrn Dr. A. Lutz aus São Paulo in Brasilien, die im Magen von Mus decumanus gefunden waren, und die Untersuchung dieser Exemplare zeigte mir, dass obtusa keine Filaria, sondern eine Spiroptera ist.

Daher glaube ich, alle von mir früher unter Filaria beschriebenen Arten, Gruis, Strigis, Vesperuginis, Stomoxeos, Glomeridis, Gammari, Ephemeridarum, Geotrupis, wozu auch eine von Stein[1]) in Geotrupes stercorarius gefundene Form gehört, zu Spiroptera zu stellen sind.

Zum Beweise, dass die Art zu Spiroptera gehört, gebe ich hier eine kurze Beschreibung.

Spiroptera obtusa Rud. (Fig. 3—4).

Nematoden-Larve. Stein, Zeitschr. für wissensch. Zoolog. Bd. IV, Leipzig 1853, pag. 176—200, Taf. X, Fig. 1—8.

Cephalacanthus monacanthus und Mostophorus echiurus. Diesing, Revision d. Nematoden, Wien 1861, pag. 727—728.

Spiroptera obtusa. Leuckart, Ber. über d. wissensch. Leist. in d. Naturgesch. d. niederen Thiere 1866—1867, Berlin 1869, pag. 93—94.

Filaria obtusa. Schneider, Monographie d. Nematoden, Berlin 1866, pag. 77, Tab. V, Fig. 4.

Spiroptera obtusa. Marchi, Monographia sulla storia genetica e sulla anatomia della Spiroptera obtusa Rud. Memorie R. Accad. sc. Torino, 2. ser., vol. XXV, 1871, pag. 1—30, Tab. I—II.

Filaria obtusa. Stossich, Filarie e Spiroptere, Trieste 1897, pag. 52—53.

Die Art lebt im Magen von Mus musculus, Mus sylvaticus und Mus decumanus in Deutschland, Frankreich, Italien und Brasilien.

---

1) Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. IV, Leipzig 1853, pag. 203, Taf. X, Fig. 9—10.

Die Cuticula ist in Abständen von 0,0037 mm quergeringelt; am Kopfende stehen 6 grosse Lippen, 2 grössere dreispitzige in den Seitenlinien und 4 kleinere einspitzige in den Submedianlinien, hinter diesen 4 grosse Papillen; da Schneider's Abbildung genau mit meiner stimmt, gebe ich diese nicht wieder. Der Oesophagus endigt mit 3 rundlichen Vorwölbungen; der Mund führt zunächst in ein Vestibulum.

Das Männchen ist 28—31 mm lang und 1,50 mm breit; der Oesophagus nimmt $^1/_{6,6}$ der Gesammtlänge ein; das Schwanzende ist in 2 eng an einander liegenden Windungen eingerollt und am Ende abgerundet; es macht $^1/_{71}$ der ganzen Länge aus und trägt an der Bauchseite jederseits 6 grosse Papillen, von denen 4 prä- und 2 postamal stehen, ausserdem findet sich eine unpaare präanale genau wie Schneider es zeichnet; die Cuticula zeigt hier in Längslinien gestellte Erhabenheiten, die vorn und hinten abgerundet sind; das eine Spiculum ist 1,10 mm lang und 0,031 mm breit und hinten abgerundet, das andere hat eine Länge von 0,83 mm und eine Breite von 0,0088 mm und ist hinten spitz. Der Nervenring liegt 0,48 und der Excretionsporus 0,70 mm vom Kopfende; 4,44 mm vom Schwanzende hat die männliche Geschlechtsröhre eine Abschnürung; das hintere Ende ist die Samenblase.

Das Weibchen wird 78 mm lang und 2,37 mm breit, das Schwanzende ist verdickt, und der Körpertheil hinter dem Anus beträgt $^1/_{175}$ der ganzen Länge, der Oesophagus $^1/_{5,5}$, während die Vulva hinter der Körpermitte liegt; der durch sie gebildete vordere Körperabschnitt verhält sich zum hinteren wie 4 : 7.

Bei der Frage, welchem Genus die Art angehöre, kam es darauf an, den Bau der Seitenwülste kennen zu lernen, und es zeigte sich, dass dieselben in einer ganz kolossalen Weise entwickelt sind (Fig. 4, *s*); sie machen den Eindruck, als ob sie das wichtigste Organ des ganzen Körpers wären; an der Innenseite enthalten sie ein sehr grosses, auf Querschnitten dreieckiges Gefäss (Fig. 4, *g*), und vorn vereinigen sich die Gefässe der beiden Seiten zu einem gemeinschaftlichen, das in der Mittellinie verläuft und im Bogen nach der Ventrallinie zieht (Fig. 3, *g*), um hier im Porus excretorius dicht hinter dem Nervenring nach aussen zu münden; dies unpaare Gefäss ist sehr dickwandig. Die mächtigen Seitenwülste sind durch eine transversale Lamelle in eine dorsale und ventrale Hälfte getheilt, und im Innern

sieht man zahlreiche Kerne mit Kernkörperchen, die durch feine Gefässe mit einander verbunden sind; wir haben also eine Art vor uns, die in ausgesprochener Weise zu den Secernentes gehört, also eine Spiroptera und keine Filaria, die nach der Bildung ihrer Seitenwülste zu den Resorbentes zu rechnen wäre. Schneider durfte mithin diese Art um so weniger Filaria obtusa nennen, als es eine Filaria obtusa Rud. aus Hirundo giebt.

Die Eier sind 0,052 mm lang und 0,025 mm breit und enthalten einen schon im Uterus entwickelten Embryo, der nach Marchi 0,251 mm lang und 0,013 mm breit ist und am Kopfende einen dreiwurzligen Bohrzahn trägt (Cephalacanthus Dies.).

Stein fand die in Tenebrio molitor eingekapselte Larven, ohne zu wissen, zu welcher Art sie gehören; er nennt sie 0,89—1,13 mm lang und 0,036—0,045 mm breit; am Kopfende stehen 2 dreispitzige Zähne und am Schwanzende kleine Spitzen (Mastophorus Diesing).

Dass diese Larven in Tenebio molitor zu Spiroptera obtusa gehören, fanden Leuckart und Marchi; die Länge geben sie auf 0,288—0,648—0,919 mm und die Breite auf 0,015—0,309—0,048 mm an; der Oesophagus nimmt $^1/_2$ und das mit Spitzen besetzte Schwanzende $^1/_{9,8}$ der ganzen Länge ein.

Die eingekapselten Larven wurden an Ratten und Mäuse verfüttert, in deren Magen sie zu einer Länge 1,017—1,239—1,636—16—24 mm bei einer Breite von 0,029—0,055—0,044—0,467—0,627 mm heranwuchsen; der Oesophagus nahm bei den kleineren Exemplaren $^1/_4$ der Gesammtlänge ein.

Ein junges Exemplar von 14,22 mm Länge und 0,37 mm Breite, das geschlechtlich noch ganz unentwickelt war, konnte ich untersuchen. Der Oesophagus nahm $^1/_{6,5}$ der ganzen Länge ein, der Schwanz $^1/_{72}$; der Nervenring lag 0,24 mm, der Excretionsporus 0,32 mm vom Kopfende entfernt, das Vestibulum war 0,12 mm lang; das Schwanzende trug noch die kleinen Spitzen, wie die encystirten Larven in Tenebrio sie zeigen. Alle vorstehend angeführten Spiroptera-Larven haben ausser den kleinen Spitzen oder Kügelchen am Schwanzende auch das Gemeinsame, dass ihr Oesophagus so lang ist, dass er die Hälfte oder mehr der ganzen Körperlänge ausmacht; beim späteren Wachsthum nimmt nun der hintere Körpertheil verhältnissmässig weit mehr an Länge zu als der vordere, den Oesophagus enthaltende, denn

letzterer misst bei den Larven $^1/_2$, bei den halb erwachsenen Thieren $^1/_4$, bei den geschlechtsreifen $^1/_6$—$^1/_7$ der ganzen Länge.

Filaria australis v. Linst. (Fig. 9).

Zum Vergleich mit der folgenden Art gebe ich den Querschnitt von Filaria australis aus der Leibeshöhle von Petrogale penicillata; die Seitenwülste (Fig. 9, s) nehmen den sechsten Theil der Peripherie ein; der innere Theil ist von Kernen durchsetzt und ein Gefäss fehlt, wie es bei den Resorbentes die Regel ist; ein Excretionsporus wird dementsprechend auch vermisst.

Pseudalius arcticus Cobb. (Fig. 5—8).

Strongylus arcticus. Cobb, Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XXIII, N. f. Bd. XVI, Jena 1889, pag. 64—67, Taf. 31—33.

In einer aus Breslau geschickten Nematodensammlung fanden sich auch die typischen Exemplare von Cobb's Strongylus arcticus aus dem Ohr von Beluga leucas, die zu Pseudalius gehören und Pseudalius alatus Leuck.[1]) aus der Tuba Eustachii von Monodon monoceros sehr nahe stehen. Bei Pseudalius alatus ist das Männchen 6 mm lang und 0,4 mm breit, das Weibchen 16,5 mm lang und 0,48 mm breit, während bei Ps. arcticus das Männchen eine Länge von 21 und eine Breite von 0,48 mm hat, das Weibchen von 28 und 0,54 mm; der auffallendste Unterschied zwischen beiden Arten ist der, dass bei der ersteren, kleineren Art die Cirren fast viermal länger sind; bei Ps. alatus messen sie 0,84 mm. Bei Ps. arcticus ist die Cuticula ungeringelt und 0,0015 mm dick. Das Genus Pseudalius gehört, wie auch Filaria, zu den Resorbentes, die nicht im Verdauungstract ihrer Wohnthiere leben; bei der Nahrungsaufnahme spielen Oesophagus und Darm wohl nur eine untergeordnete, bei erwachsenen Thieren vielleicht gar keine Rolle; die Seitenwülste scheinen es zu sein, durch welche der Nährstoff aufgesogen wird. In diesem Falle nimmt jeder der beiden Seitenwülste etwa $^1/_{10}$ der Peripherie ein und ist sehr merkwürdig gebildet. Genau in den Seitenlinien bemerkt man einen Spalt (Fig. 5 u. 7, *sp*), nur von der 0,0015 mm dicken Cuticula bedeckt, der auf einen Strang von länglich rundem Quer-

---

1) v. Linstow, Proceed. roy. soc. Edinburgh. vol. XVI, 1888, pag. 15—17, 1 tab.

schnitt führt, welcher aus hyalinen Kügelchen gebildet wird (Fig. 5 u. 7, *st*); von hier aus gehen Scheidewände an die Peripherie des Seitenwulstes, der nach innen in einen dorsalen, einen medialen und einen ventralen Kamm (Fig. 5 u. 7, *s*) vorgezogen ist; im Gewebe liegen grosse Kerne; ein Gefäss fehlt. Die Subcuticula tritt ausser in diesen Seitenwülsten noch in der Dorsal- und Ventrallinie und daneben in vier anderen Linien in Wülsten noch immer vor, die der Dorsal- und Ventrallinie näher liegen als den Laterallinien (Fig. 5, *v*); die Wülste sind nach innen verdickt, und so wird die Muskulatur in 8 Längsfelder getheilt, von denen die 4 lateralen die breiteren sind. Am Kopfende bemerkt man 6 im Kreise um die Mundöffnung gestellte Papillen, die klein sind, und 0,026 mm dahinter 4 grosse in den Submedianlinien. Der Oesophagus ist kurz und nimmt beim Männchen $^1/_{34}$, beim Weibchen $^1/_{40}$ der Gesammtlänge ein. Der Darm ist sehr auffallend gebildet; eine dicke Hüllmembran umschliesst ihn (Fig. 6); 3—5 im Querschnitt radienförmig erscheinende Leisten ragen von hier in das Grundgewebe, das aus hyalinen Kügelchen besteht und von grossen Kernen durchsetzt wird; dann folgt nach innen eine homogene Schicht, auf diese eine durch radiäre Linien getheilte und hierauf eine breite Schicht, welche aus sich stark färbenden Kügelchen besteht und das Lumen fast oder ganz ausfüllt. Aussen ist der Darm von einer sich stark färbenden, breiten Hülle umgeben, die aus Kügelchen besteht, die wie Bacterien aussehen (Fig. 5, *h*).

Am männlichen Schwanzende sieht man starke, schräg von vorn — dorsal- nach hinten — ventralwärts ziehende Muskeln; hinten steht ein rundlicher Lappen und jederseits davor 2 rundliche Bursal-Vorsprünge; im hinteren steht ein Körper mit 2, im vorderen einer mit 1 fingerförmigen Verlängerung (Fig. 8). Am abgerundeten Schwanzende des Weibchens mündet der Anus 0,047, die Vagina 0,091 mm vom Hinterende; die Eier sind 0,057 mm lang und 0,034 mm breit.

Hystrichis tubifex Rud. (Fig. 10—16).

Strongylus tubifex. Dujardin histoire des helminthes, Paris 1845, pag. 129.

Hystrichis tubifex. Molin, Il sottordine degli Acrofalli, Venezia 1861, pag. 606—607.

Strongylus tubifex. Bremser, Icones helminthum, Viennae 1824, Taf. III, Fig. 16—25.

Eustrongylus tubifex. Schneider, Monographie der Nematoden, Berlin 1866, pag. 50, Taf. XIII, Fig. 10.

Hystrichis elegans Olfers. Stossich, Strongylidae, Trieste 1899, pag. 59–60.

Wahrscheinlich ist Hystrichis tricolor
Dujardin l. c. pag. 290,
Molin l. c. pag. 609–610,
Stossich l. c. pag. 60,
Railliet, Zoologie médicale, Paris 1895, pag. 423,
Stossich, Glasnik hrvat. narav. druztva, Zagreb 1891, pag. 217—218, Tab. III, Fig. 3—5

nichts weiter, als ein junges Weibchen von H. tubifex. Herr Dr. Wolffhügel hatte die Freundlichkeit, mir in Haesingen im Elsass gefundene Exemplare zu schicken aus dem Proventrikel von Anas boschas dom., von dessen Wandung sie z. Th. fest umwachsen waren. Es waren nur Weibchen, deren Gestalt sehr charakteristisch ist; der Körper, welcher bis 49 mm lang wird, ist in der Mitte stark verdickt und hier in mehreren Windungen eingerollt; der Durchmesser in der Mitte beträgt 3 mm, die beiden Körperenden sind dünn. Die Cuticula trägt vorn in der Oesophagus-Gegend aus etwa 40 Dornen bestehende Querringe, die nach hinten seltener werden und bald ganz verschwinden. Die kegelförmigen Dornen haften in der Haut mit kreisrunder Basis; 9,5 mm vom Kopfende verschwinden die Dornen.

Die Mundöffnung ist dreieckig und im Kreise von 6 kleinen Erhabenheiten umstellt, die einen kleinen, stumpfen Fortsatz tragen; das Kopfende ist schwach knopfförmig verdickt.

Der Nervenring beginnt 0,010 mm hinter dem Kopfende und reicht bis 0,015 mm von demselben; 8 Nervenstränge strahlen von ihm zur Muskulatur, 1 in der Dorsal-, 1 in der Ventral-, 2 in den Lateral- und 4 in den Intermediallinien; der Ring ist dicht von Ganglienzellen durchsetzt, die verschiedene Grösse und Form haben; der Kern ist weniger färbbar als die Zelle, sehr dunkel aber färben sich die Kernkörperchen.

Der Oesophagus ist lang und nimmt den ganzen, 16 mm langen vorderen, dünnen Körpertheil ein; er wird durch unregel-

mässig angeordnete, die Muskulatur durchsetzende Längsbänder mit der Körperwand verbunden. Hinten verlaufen 18 Drüsenstränge (Fig. 11), in jedem Drittel 6, die Kerne mit Kernkörperchen zeigen, und in jedem Strang bemerkt man an der Aussenseite ein dickwandiges Gefäss; vorn, 1,015 mm vom Kopfende vereinigen sich die 3×6 Gefässe zu 3×2 (Fig. 12), und 0,015 mm vom Kopfende zu 3×1 oder zu 3 einfachen Gefässen (Fig. 13), die 0,01 mm vom Kopfende in das Oesophaguslumen münden (Fig. 14). Hier liegen im Gewebe des Oesophagus an der Aussenseite 3 sehr grosse Kerne mit grossen Kernkörperchen; auch sind weiter hinten hie und da im dorsalen Drittel des Oesophagus ähnliche grosse Kerne eingelagert.

Ebenso wie der Oesophagus ist auch der Darm durch Bänder, welche durch die Muskulatur treten, mit der Körperwand verbunden (Fig. 10); der Durchmesser beträgt 0,29 mm, während die Wandung 0,042 mm dick ist; aussen findet sich eine feine Basalmembran, dann folgen 3 fast gleich breite Schichten, eine helle, von kugelförmigen Kernen mit Kernkörperchen durchsetzt, eine granulirte und eine innere mit radiärer Zeichnung (Fig. 15).

Die Muskulatur bildet, wie ich[1]) es ebenso bei Hystrichis papillosus Rud. fand, einen geschlossenen Ring, der, wie bei Gordius, an der Ventrallinie vom Bauchnervenstrang unterbrochen wird, ausserdem regellos hie und da von Bändern, die von Oesophagus und Darm zur Körperwand ziehen; in den Seitenlinien finden sich keine Seitenwülste, sondern Muskeln, so dass Hystrichis zu den Pleuromyariern gehört (Fig. 10).

Das Ovarium zeigt hohe, granulirte Epithelzellen mit hellem Kern und grossen, tief färbbaren Kernkörperchen; die äussere Hüllmembran ist fein.

Die Vagina hat ausser der äusseren und inneren Grenzmembran zwei breite Schichten; die äussere besteht aus Ringfasern, durchsetzt von Kernen mit Kernkörperchen, die innere führt eng an einander liegende Zellen mit Kern und Kernkörperchen (Fig. 16). Die Vagina mündet genau terminal, der Darm 0,05 mm davon in einer ventralen, kurzen Längsrinne; das Schwanzende ist abgerundet

1) Archiv für Naturgesch. 1899. pag. 155—158, Taf. XIII, Fig. 1—4, XIV, Fig. 14—16.

Die Eier sind 0,078 mm lang und 0,043 mm breit; die äussere Schale ist mit rundlichen Erhabenheiten besetzt, die innere ist an den Polen unterbrochen, wie bei den Eiern von Trichosoma und Trichocephalus.

Die hier gegebene Beschreibung entspricht sowohl der von Hystrichis tubifex wie der von H. tricolor; letztere Art trägt, wie die hier beschriebene, am Kopfende Ringe von Dornen, die Länge der Eier beträgt 0,085—0,088 mm, bei H. tubifex 0,062—064 mm; die von mir gefundenen standen in der Mitte mit ihrer Länge von 0,078 mm. Hystrichis tubifex ist gefunden in der Wandung des Proventrikel von Anas, Podiceps, Colymbus, Mergus und Carbo, H. tricolor, nur im Weibchen bekannt, in der Wandung des Proventrikel von Anas boschas dom. und fera und Anas tadorna; aus Anas boschas dom. stammten auch die von mir untersuchten Exemplare. Ich glaube daher, dass H. tricolor ein junges Weibchen von H. tubifex ist, bei dem der Körper in der Mitte noch nicht so stark verdickt und eingerollt ist, wie Bremser es für H. tubifex so gut abbildet; das männliche Schwanzende zeichnet derselbe glockenförmig mit weit hervorragendem Cirrus, ähnlich wie ich es bei Hystrichis papillosus fand. Bei H. tubifex geht der viereckige Querschnitt des Darms 0,28 mm vom Schwanzende in einen runden über und die Muskulatur wird sehr mächtig; 0,16 mm vom Ende tritt der Cirrus von der Dorsalseite in den Darm, der von hieran sein Epithel verliert, und hier mündet von der Ventralseite das Vas deferens hinein; die Cloake, hinten glockenförmig erweitert, besitzt eine sehr starke Muskulatur; die äussere Schicht ist eine Fortsetzung der Körper-, die innere der Darmmuskulatur.

Distomum Rhyacophilae n. sp. (Fig. 17).

In Rhyacophila nubila fand ich in einer dünnwandigen, kugelrunden Cyste eine Distomum-Larve von 0,35 mm Länge und 0,18 mm Breite, gestreckt 0,46 mm lang und 0,16 mm breit; der Mundsaugnapf ist 0,081 mm und der Bauchsaugnapf 0,054 mm gross, die Haut ist bedornt und die Darmschenkel reichen bis zum hinteren Drittel der grossen Excretionsblase, die stark lichtbrechende Kügelchen enthält und vorn jederseits erweitert ist.

Ascaris brevicauda n. sp. (Fig. 18).

Durch die Güte des Herrn Dr. Römer erhielt ich aus der Sammlung des zoologischen Instituts der Universität Breslau ein Glas mit Nematoden, die aus Triton taeniatus stammten. Es war eine Ascaris-Art, die sich durch sehr breite Seitenmembranen am Kopfende auszeichnet; sie sind 0,22 mm breit und reichen bis 1,76 mm vom Kopfende nach hinten; die Cuticula ist in Abständen von 0,006 mm quergeringelt; die Lippen sind ohne Zahnleisten und Zwischenrippen; die Dorsallippe ist viereckig, vorn mit abgerundeten Ecken, wenig breiter als lang, die Breite beträgt 0,16, die Länge 0,14 mm; die Papillen sind gross und prominent; die Pulpa ist vorn in zwei rundliche Vorsprünge vorgezogen, die vorn nach innen hakenförmig verlängert sind; in der Mitte nach innen steht eine dritte, kürzere Vorbuchtung (Fig. 18). Bei allen Exemplaren, Männchen wie Weibchen, ist die Umgebung des Anus durch schwärzliche, körnige Massen verdeckt.

Das Männchen ist 28 mm lang und 0,63 mm breit; der Oesophagus nimmt $^1/_{7,76}$, der Schwanz $^1/_{180}$ der Gesammtlänge ein; letzterer ist kegelförmig zugespitzt; die Cirren sind 0,48 mm lang und am Schwanzende stehen jederseits 11 präanale Papillen, die bis 1,4 mm von der Cloakenöffnung nach vorn reichen; die postanalen sind wegen der erwähnten körnigen Massen nicht zu erkennen.

Das Weibchen hat bei einer Länge von 45 mm eine Breite von 1,1 mm, der Oesophagus nimmt $^1/_{8,92}$ und der kegelförmige, am Ende gerade abgestutzte Schwanz nur $^1/_{408}$ der ganzen Körperlänge ein; die Vagina mündet etwas vor der Körpermitte; der durch sie gebildete vordere Abschnitt verhält sich zum hinteren wie 2 : 3; Eier waren noch nicht entwickelt.

Einmal, und zwar von Claparède[1]), ist in einem Triton eine „Ascaris“ gefunden; Claparède sagt, er habe bei Berlin in Dünndarm von Triton taeniatus zahlreiche, junge, geschlechtlich noch nicht entwickelte Ascaris-Weibchen von 7—8 mm Länge gefunden; die Vagina lag in der hinteren Körperhälfte. Die Muskulatur und das „Blastogen“ wird dargestellt; benannt wird

1) E. Claparède, Formation et fécondation des oeufs chez les vers nématodes. Mém. soc. de phys. et d'hist. natur. de Genève, vol. XV, 1860, pag. 14, 25, 38, 39, 101, Tab. VIII, Fig. 11–12.

die Art nicht. Da Claparède Nematoxys commutatus Rud. und Oxyuris spirotheca Györy mit Ascaris commutata und Ascaris spirotheca bezeichnet, so ist fraglich, ob die erwähnte Form wirklich eine Ascaris im jetzigen Sinne war.

Ascaris osculata Rud.

Unter den aus Breslau geschickten Nematoden befanden sich auch die typischen Exemplare, in Phoca barbata gefunden, nach denen Cobb Ascaris bulbosa beschrieb; sie sind identisch mit Ascaris osculata Rud., wie schon von Stossich (Il genere Ascaris Linné, Trieste 1896) angegeben wird, nicht mit A. decipicens Krabbe, wie Stiles und Hassall (Internal parasites of the fur seal, Washington 1899) vermuthen; die Art kommt ausser in Phoca auch in Cystophora, Rhytina, Halichoerus, Monachus und Otaria vor.

Ascaris Kükenthalii Cobb. (Fig. 19).

Diese Art wurde von Kükenthal in Beluga leucas entdeckt und von Cobb[1]) ausführlich beschrieben. Gefunden wurde sie im Magen von Beluga leucas im nördlichen Eismeer. Die typischen Exemplare fanden sich unter der aus Breslau geschickten Sammlung und wenn ich die Art hier erwähne, geschieht es, weil ich die Lippen anders sehe als Cobb. Sie haben stark entwickelte Zahnleisten, und Zwischenlippen fehlen. Die Dorsallippe ist halbkreisförmig (Fig. 19), 0,220 mm breit und 0,79 mm lang; die Papillen sind gross und prominent und stehen ziemlich weit nach hinten; auf der Dorsallippe ist mitunter nur eine unsymmetrisch entwickelt. Die Zahnleisten stehen an der Innenseite der Lippen und bestehen aus spitzen Zähnen; da, wo der Vorderrand der Lippen in die Seitenränder umbiegt, steht eine Gruppe grösserer Zähne, und die Dorsallippe zeigt ausserdem in der Medianlinie 2 stärkere Zähne (Fig. 19). Cobb[2]) hat diese Gruppe grösserer Zähne von der dorsalen Seite der lateroventralen Lippen gesehen und abgebildet und nennt sie mit Zähnen besetzte Papillen.

---

1) Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXIII, N. F. Bd. XVI. 1889, pag. 44—59, Taf. III, Fig. 1—11; IV, Fig. 12—20.

2) ibid. pag. 44, Tab. III, Fig. 11.

Die Eier haben eine 0,0026 mm dicke, glatte Schale, sie sind 0,0520 mm lang und 0,0442 mm breit, mitunter auch fast kugelförmig und dann 0,0494 mm gross.

Gordius tolosanus Duj. (Fig. 20—21).

Die erste, embryonale Larvenform fand ich am 28. Oktober 1899 in 6 Exemplaren in Rhyacophila nubila Zett. in einer länglichen, hyalinen, der Larve überall eng anliegenden, 0,0546—0,1040 mm langen und 0,0338—0,0460 mm breiten, dickwandigen Hülle. Die Larve ist mit eingekrümmtem Schwanzende 0,0312—0,572 mm lang und 0,0314—0,0338 mm breit, gestreckt aber 0,0390—0,0715 mm lang, der Bohrcylinder ist 0,0104—0,0182 mm lang und nimmt $^1/_3$—$^1/_4$ der ganzen Körperlänge ein, bei Gordius aquaticus etwa $^1/_9$. Die 3 Stäbchen desselben sind vorn mit Querleisten versehen und vorn von 3×6 Stacheln umgeben; am Hinterende des Körpers stehen 2 kleine Kegel; davor liegt ein rundlicher Körper. Dieselbe Larve habe ich früher in Sialis lutaria und Cloëon dipterum gefunden, während Meissner sie experimentell in Ephemera vulgata einwandern liess, alle Neuropteren, die als Larven im Wasser und als Imagines auf dem Lande leben, also sehr geeignet als Zwischenwirthe eines Helminthen erscheinen, der als Ei im Wasser vorkommt und als grosse, zweite Larvenform von einem Landthier, einem Laufkäfer beherbergt wird.

Rhyacophila nubila ist eine bei Göttingen sehr häufig vorkommende Phryganide, die im nördlichen Europa, Schweden, Norwegen, Finland, Lappland, dem nördlichen europäischen Russland, Polen, Böhmen, der Schweiz, Deutschland westlich bis zum Rhein, südöstlich bis zum Erzgebirge, dem Riesengebirge und den Karpathen weit verbreitet ist. Die Larve lebt in rasch fliessenden Gewässern an der Unterseite von Steinen.

Die jetzige helminthologische Nomenclatur.

Mehr und mehr geht das Bestreben dahin, grosse Genera in eine Reihe von kleinen aufzulösen; früher wurden Subgenera geschaffen, jetzt stellt man neue Genera auf. Wird die Neueintheilung nach dem Bau irgend eines Organsystems gemacht, so müssen oft Arten, die übrigens sehr verschieden von einander sind, zusammengestellt werden; hieraus hat man den Schluss gezogen, dass eine Eintheilung z. B. des Genus Distomum in

Subgenera nicht möglich sei und dass die Gattung Distomum, welche den Rang einer Familie habe, in einzelne Genera aufzulösen sei. Looss hat das ausgeführt und das frühere Genus Distomum in 67 Genera zerlegt; das Genus Taenia ist andererseits in 40 Genera zertheilt, so dass wir nun statt zweier Gattungsnamen über 100 neue haben; und so sind auch andere Gattungen, die sich durchaus nicht durch grossen Artenreichthum auszeichnen, wie Bothriocephalus, Monostomum u. a. in zahlreiche neue Gattungen aufgelöst, von denen viele nur aus einer einzigen Art bestehen. Es fragt sich, ob dieses Verfahren der Wissenschaft nützlich ist. Der Gattungsname dient doch dazu, eine mehr oder weniger grosse Anzahl zusammengehöriger Thierformen zu vereinigen; er soll auf das Gemeinschaftliche aufmerksam machen; die neue Nomenclatur aber erreicht das Gegentheil; sie betont die Unterschiede und giebt dem Leser Räthsel auf; denn wer wird im Stande sein, diese neuen Genusnamen, die, auf die ganze Zoologie vertheilt, bald nach Tausenden zählen werden, unterzubringen und zu wissen, wohin sie gehören. Bereits sind erregte Debatten darüber geführt, ob dieses oder jenes Merkmal zur Aufstellung für neue Genera dienen solle; bei den Taenien hat man sogar die Zahl der Haken am Rostellum dazu benutzt; gewiss sehr mit Unrecht, denn die bewaffnete Taenia solium und die hakenlose Taenia saginata stehen sich so ausserordentlich nahe, dass sie nimmermehr in zwei Genera gehören. Die Folge ist, dass von Einem aufgestellte Genera vom Anderen nicht anerkannt werden, und daraus resultirt eine Verwirrung in den Artennamen durch doppelte Anwendung. Looss nennt Urogonimus insignis eine Art aus Fulica atra, Distomum insigne Diesing lebt in Echinorhinus spinosus; so erinnere ich an Prymnoprion anceps Looss aus Machetes pugnax und Distomum anceps Molin aus Fulica atra, Styphlodora serrata Looss aus Varanus niloticus und Distomum serratum Diesing aus Aramus scolopaceus, Ascocotyle minuta Looss aus Ardea cinerea und Distomum minutum Cobb aus Haematopus ostralegus; alle aber sind Distomen.

Die Genera Distomum und Taenia sind sehr artenreich, und gewiss ist es nützlich, sie in Subgenera zu theilen, aber wenn man schreiben würde Distomum (Apoblema) appendiculatum Rud. oder Taenia (Davainea) cesticillus Molin, so würde das sicher übersichtlicher und deutlicher sein, als die Theilung von Distomum

und Taenia in mehr als 100 Gattungen. Die Mövenarten, welche an den deutschen Küsten fliegen, sind Rodostethia Rossi, Xema Sabinei, Hydrocolaeus minutus, Melagavia melanocephala, Gavia ridibunda, Laroides canus, Rissa tridactyla, Pagophila eburnea, Leucus glaucus, Glaucus argentatus, Clupeilarus fuscus, Dominicanus marinus genannt; und doch sind sie alle so nahe verwandt und ist es gewiss richtiger, ihnen den Gattungsnamen Larus zu lassen.

Was die Artbezeichnung betrifft, so hat man in letzter Zeit wieder alte Namen hervorgesucht und sie an die Stelle von bekannten, allgemein gebrauchten gesetzt; welchen Nutzen das hat, vermag ich nicht einzusehen; es geschieht dem Princip zu Folge, nach dem der älteste Name gebraucht werden soll, unter dem ein Thier in erkennbarer Weise beschrieben ist; wenn man Trichosoma longicolle Rud. Trichosoma Gallinae Goeze nennt, weil Goeze früher als Rudolphi die Art mit Gordius Gallinae bezeichnete, so ist dagegen einzuwenden, dass die Art seit etwa 100 Jahren unter dem Namen Trichosoma longicolle bekannt ist, dass Goeze sie nicht in erkennbarer Weise beschrieben hat, und dass Rudolphi, den Leuckart nicht ohne Grund den Linné der Helminthologie nannte, die Regel aufgestellt hat, dass der vom Wohnthier entnommene Artenname nur ein provisorischer ist; Ascaris Mergi bedeutet nur eine noch unvollkommen bekannte Ascarisart aus Mergus; Mergi gilt nicht als Artenname.

Seltsam ist, dass neuerdings alle Artennamen mit einem kleinen Anfangsbuchstaben geschrieben werden sollen; bildet man aus einem Namen eines Forschers ein Adjectivum, wie Chelaria Huebnerella, so kann man, wenn man dazu geneigt ist, ja auch huebnerella schreiben; aber unmöglich ist das doch, wenn man als Artenname den Genitiv eines Eigennamens wählt, wie Holostomum Wedlii; wenn der Nominativ Wedlius geschrieben wird, kann man im Genitiv nicht wedlii schreiben; ebenso muss Gastrocotyle Trachuri und nicht trachuri geschrieben werden, denn Trachurus ist ein Eigenname. Noch verkehrter ist es, Echinorhynchus alcedinis-galbulae zu schreiben, denn die lateinische Sprache kennt keinen Bindestrich.

Man wende mir nicht ein, dass in meinen letzten Arbeiten diese hier angegriffene Schreibweise zu finden ist; wo das der

Fall ist, ist sie ohne meine Zustimmung, ja selbst gegen meinen ausdrücklichen Wunsch hineincorrigirt.

Einen Nutzen hat diese neue Schreibweise nicht, denn dass der zweite Thiername der Artname ist, steht ohnehin fest.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV.

Fig. 1—2. Spiroptera Corvi (larva); 1. Kopf-, 2. Schwanzende.

Fig. 3—4. Spiroptera obtusa, Querschnitte, 3. in der Oesophagus-, 4. in der Darmgegend; *m* = Muskeln, *s* = Seitenwulst, *ö* = Oesophagus, *d* = Darm, *g* = Gefäss.

Fig. 5—8. Pseudalius arcticus, 5—7. Querschnitte, 5. durch die Darmgegend; *s* = Seitenwulst, *sp* = Spalt, der zu dem Strang, *st*, führt; *v* = drei ventrale Wülste; *h* = Hülle des Darms, 6. Darm, 7. Seitenwulst, Bezeichnung wie bei 5, 8. männliches Schwanzende von der Bauchseite.

Fig. 9. Filaria australis, Querschnitt durch die Oesophagus-Gegend; *ö* = Oesophagus, *d* = Dorsal-, *v* = Ventral-, *s* = Seitenwulst, *m* = Muskeln.

Fig. 10—16. Hystrichis tubifex, Querschnitte; 10. Männchen, Hinterende, *bn* = Bauchnervenstrang, *d* = Darm, *vd* = Vas deferens, *m* = Muskeln; 11—14. Oesophagus, 11. hinten mit 18 Drüsenschläuchen, 12. vorn mit 6, 13. ganz vorn mit 3 Drüsenschläuchen und deren Gängen, 14. deren Mündung in das Lumen; 15. Theil des Darms; 16. Vagina.

Fig. 17. Distomum Rhyacophilae (larva).

Fig. 18. Dorsallippe von Ascaris brevicauda.

Fig. 19. Dorsallippe von Ascaris Kükenthalii.

Fig. 20—21. Embryonale Larve von Gordius tolosanus aus Rhyacophila nubila, 20. in der hyalinen Hülle, 21. ihr Bohrorgan, 3 Stäbchen mit 3×6 Stacheln.

Charakteristisch für die Secernentes ist Fig. 4,
" für die Resorbentes Fig. 5 und 9 und
" für die Pleuromyrier Fig. 10.

(Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.)

Idiozom und Centralkörper im Ovarialeie der Säugethiere.

Von

Dr. **Alexander Gurwitsch,**
Assistent am anatomischen Institut.

Hierzu Tafel XVI.

Bei einer Untersuchung von Ovarien neugeborener und etwa 12tägiger Meerschweinchen, eines für das Studium der s. g. Dotterkerne ausserordentlich günstigen Objektes, ist es mir gelungen, in den Dotterkernen die bis jetzt meines Wissens noch stets vermissten Centralkörper mit aller erwünschter Deutlichkeit zur Darstellung zu bringen. Hält man sich an ein junges, 12tägiges Thier, in dessen Ovarium die Theilungsperiode schon vollständig abgelaufen ist, so kann man das Verhalten des völlig ausgebildeten Dotterkernes und in den älteren, von einer 2—3 reihigen Zona granularis umgebenen Eiern, auch das Zugrundegehen desselben studiren; ein kaum ausgetragenes Thier liefert dagegen die erwünschte Ergänzung zu den Bildern des ruhenden Dotterkernes: die meisten Eier befinden sich daselbst in verschiedenen Theilungsstadien und es gelingt mit Leichtigkeit, das Verhalten des Dotterkernes und der darin eingeschlossenen Centralkörper bei der Mitose zu verfolgen.

Ich fange mit der Beschreibung der auf der Höhe ihrer Ausbildung stehenden Dotterkerne an: sie sind am schönsten bei jungen, schnell wachsenden Eiern zu beobachten, welche schon von einer einreihigen Zona granularis umgeben sind: der sehr grosse kugelige Eikern liegt meistens etwas excentrisch, der Eiperipherie genähert: das Chromatin ist in einem sehr lockeren, weitmaschigen Netze angeordnet, häufig annähernd radiär um einen nucleolusähnlichen Chromatinklumpen gelagert (Fig. 1). Das Cytoplasma ist bei der angewandten Fixirung (Carnoy's Gemisch

18—24 Stunden) sehr locker gebaut: es zeigt einen bald mehr reticulären, bald faserigen Bau: es sind hie und da auch dickere Fäden eingelagert, welche sich mit Vorliebe um den Kern herum concentrisch anordnen: ziemlich zahlreich sind auch körnige Plasmaeinlagerungen: es sind kleine Kugeln von sehr verschiedener Grösse: sehr häufig scheinen 2 bis 3 grössere Substanzanhäufungen zu sein, welche sich ziemlich intensiv mit Eisenhaematoxylin färben und vielleicht den s. g. chromatoiden Körpern der Spermatocyten entsprechen (s. v. Lenhossek, 6).

Der Dotterkern ist in jeder Eizelle voll ausgebildet vorhanden: er stellt einen runden, zuweilen auch länglichen Körper dar, welcher etwa die Grösse eines rothen Blutkörperchens erreicht. Seine Conturen sind in den älteren Eiern sehr scharf gegen das angrenzende Cytoplasma abgesetzt: nur selten sind sie von einer unregelmässigen gelappten Form, wie Meves es für die Nebenkerne in den Samenzellen des Salamanders abbildet (Fig. 3). Die Substanz des Nebenkernes hat ein völlig homogenes Aussehen und es ist mir nie gelungen, eine radiäre oder concentrische Streifung derselben nachzuweisen: ein sehr häufiger, ja fast regelmässiger Befund ist dagegen ein heller Ring, welcher die dunkler gefärbte Substanz in eine scheibenförmige Innenzone und einen Aussenstreifen sondert (Fig. 1, 2, 3); auch dieses Bild erinnert lebhaft an die von Meves für den Salamanderhoden gegebenen Bilder (7, Fig. 40, 41). Der Dotterkern sticht bei jeder Färbung sehr deutlich vom umgebenden Cytoplasma ab: am schönsten sind jedoch die mit Eisenhaematoxylin und Rubin behandelten Präparate: an denselben ist der Dotterkern das einzige rosaroth gefärbte Gebilde der Eizelle: sowohl der Eikern als das Cytoplasma sammt allen Einschlüssen behalten die grauschwarze Farbe des Eisenhaematoxylins; auch die chromatoiden Nebenkörper sind schwarz gefärbt. Es hat schon Lenhóssek (6) für die Spermatocyten der Ratte richtig hervorgehoben, dass an mit Eisenhaematoxylin überfärbten oder nicht genügend differenzirten Präparaten der Nebenkern dennoch nicht schwarz gefärbt ist, sondern höchstens schwarze Niederschläge auf seiner Oberfläche zeigt, durch welche die bei einer Nachfärbung hellroth gefärbte Substanz des Nebenkernes deutlich durchschimmert. Dasselbe trifft in vollem Maasse auch für die Dotterkerne unseres Objektes zu. Eine Spiegelfärbung im

Sinne A. Fischers (4) konnte ich trotz verschiedener Abstufungen die Differenzirung nie erhalten.

Im Centrum der Dotterkerne lassen sich nun mit der grössten Schärfe Centralkörper nachweisen: dieselben sind gewöhnlich in der Zweizahl vorhanden und dicht beieinander liegend, in vielen Fällen kann ein dünner Verbindungsstreifen zwischen denselben — eine Centrodesmose Heidenhains — wahrgenommen werden (Fig. 3): zuweilen sieht aber umgekehrt der Zwischenraum wie eine sehr kleine helle Spindel aus, an dessen Polen die Centralkörper sitzen (Fig. 2). Ziemlich häufig ist auch das Vorkommen von zwei hantelförmigen Centralkörpern-Diplosomen (Fig. 3). Von einer bestimmten festen Orientirung der Centralkörperachse zum Zellkern oder zur Zellachse konnte ich mich nicht überzeugen: eine zum Kerne tangentiale Richtung der Centralkörperachse scheint ebenso häufig wie eine normale oder schiefe zu sein.

Es ist schwer, mit Bestimmtheit den Zeitpunkt des Schwindens des Dotterkernes in den Eiern zu bestimmen. Bei den von einer 2—3 reihigen Zona granulosa umgebenen Eiern, die zu den ältesten des Ovaris eines 12tägigen Thieres gehören, habe ich in der Mehrzahl keinen deutlichen Dotterkern finden können, wohl aber einzelne roth gefärbte Substanzbrocken, welche vielleicht als Zerfallprodukte desselben angesehen werden dürften. In den wenigen Fällen, wo ein noch einheitlicher Dotterkern zu beobachten war, hatte er stets eine sehr excentrische Lage; die Conturen waren unregelmässig, wie geschrumpft; Centralkörper liessen sich in solchen degenerirenden Dotterkernen nie mit Sicherheit nachweisen. Ich muss daher auch vorläufig die Frage offen lassen, ob in einem reifen Ei, nachdem es des Dotterkernes verlustig wurde, noch die Centralkörper persistiren und eventuell bei der Richtungsspindel eine Rolle spielen: dass man bei pathologischen Mitosen, welche so häufig in den atretischen Follikeln beim Meerschweinchen auftreten und zum Theil wohl als echte Furchungen angesehen werden dürften, zuweilen an den Spindelpolen schwarze Körnchen auftreten sieht, die sich in keiner Hinsicht von den Centralkörpern unterscheiden, wurde u. A. durch Rabl's (15) Untersuchungen bekannt und kann auch an dieser Stelle von mir bestätigt werden. Von der Mehrzahl der Autoren wurden jedoch Centralkörper in den echten normalen Richtungsspindeln der Säugethiereier vermisst (Sobotta 16, 17).

Ein einwandsfreier Nachweis von nackten, von keiner typischen Sphäre umgebenen Centralkörpern innerhalb des Eicytoplasmas, nachdem der so leicht zu erkennende Dotterkern verschwunden ist, dürfte wohl schwer gelingen: das Eiplasma ist nämlich so reich an verschiedenen mikrosomalen Einschlüssen, dass ein schwarzes Doppelkörnchen, welches ja ab und zu in demselben auftritt, nie eine sichere Deutung seiner Natur erfahren kann.

Es ist nun von grossem Interesse, das Verhalten der Dotterkerne sammt den in ihnen eingeschlossenen Centralkörpern bei der Mitose zu verfolgen. Es dürften meines Erachtens nur diejenigen centralkörperähnlichen Gebilde für wirkliche Centralkörper erklärt werden, welche nachgewiesenermaassen bei der Mitose eine entsprechende Function übernehmen. Dieser Beweis ist für viele Fälle noch nicht erbracht, so. z. B. für die s. g. Centralkörper der Cylinderepithelien, den Ganglienzellen etc.

Bei dem uns an dieser Stelle interessirenden Objekt sind wir in einer günstigeren Lage, wie aus den Bildern Fig. 4—8 zu ersehen ist.

Die betreffenden Abbildungen sind einem Ovar eines fast völlig ausgetragenen Meerschweinchens entnommen. Die meisten Ovocyten befinden sich in reger Theilung, wobei ganz auffallend das Knäuelstadium vorherrscht. Der Dotterkern ist bald mehr bald weniger scharf von dem umgebenden Cytoplasma abgegrenzt, in sehr vielen Fällen ist die Conturirung desselben eine ebenso präcise, wie bei den älteren in Figur 1—3 abgebildeten Eiern (Fig. 4), der Centralkörper innerhalb des Dotterkernes besteht aus einem typischen Doppelkorn, häufig mit einer deutlichen Centrodesmose.

Bei dem weiteren Fortschreiten der Mitose lagert sich der Dotterkern dem Kerne dichter an, verliert seine schafe Contur, die Substanz des Dotterkernes zerfliesst gewissermaassen an der Oberfläche des Kernes, sticht aber noch immerhin sehr deutlich von dem anliegenden Cytoplasma ab. Ganz analoge Bilder sind uns schon bei den Mitosen der Spermatocyten beim Salamander durch Meves bekannt geworden (Fig. 5, 6). Gleichzeitig mit dem Zerfliessen des Dotterkernes tritt zwischen den beiden, etwas auseinanderweichenden Centralkörpern eine helle spindelförmige Stelle auf, anscheinend die erste Anlage der Centralspindel; bei

der relativen Kleinheit der Verhältnisse ist dieselbe nicht immer ohne weiteres als solche zu erkennen, namentlich wo keine Spur einer Strahlung wahrzunehmen ist. Das sehr häufige Vorkommen des Bildes und namentlich die weiter zu beschreibenden Stadien schliessen jedoch jeden Zweifel aus, dass wir es wirklich mit einer Centralspindel zu thun haben, wir brauchen nur die Fig. 7 einer Betrachtung zu unterziehen. Die Kernmembran ist nun geschwunden, der Knäuel in einzelne Segmente zerfallen, welche sich in einen Mutterstern ordnen. Im Centrum desselben ist eine sehr deutliche Centralspindel zu sehen, an dessen Polen Centralkörper sitzen und eine deutliche Strahlung ausgeht.

Das Bild ist aus den zahlreichen Darstellungen der Mitose so bekannt, dass es kaum einer näheren Erläuterung bedarf.

Es ist aber insofern von grosser Bedeutung, als es die Deutung der innerhalb des Dotterkernes bei der Eisenhaematoxylinfärbung auftretenden schwarzen Körnchen als wahre Centralkörper ganz sicher stellt.

Wir können somit mit gutem Rechte den Dotterkern der unreifen Säugethiereier dem Idiozom der Samenzellen vollständig homologisiren. Sowohl die männlichen als die weiblichen Genitalzellen haben somit die Eigenthümlichkeit, dass die Centralkörper derselben von einer deutlich differenzirten, anscheinend in ihrer Zusammensetzung sehr constanten und von dem umgebenden Cytoplasma scharf abgegrenzten Hülle umgeben sind.

Es ist schon vielfach der Versuch gemacht worden, die Dotterkerne des Eies dem Nebenkerne der Samenzellen zu homologisiren. Die Aehnlichkeit beider Gebilde ist in der That in manchen Fällen eine ganz auffällige, da jedoch einige wichtige Punkte im Aufbau (namentlich der bis jetzt noch nicht dargebrachte Nachweis von Centralkörpern in den Dotterkernen) und das Endschicksal beider in Frage kommenden Bildungen stark differiren, ist auch diese Deutung vorläufig über das Stadium der Wahrscheinlichkeit nicht hinausgekommen und hat neben zahlreichen Verfechtern auch entschiedene Gegner aufzuweisen.

Henneguy, welcher Ovarialeier zahlreicher Repräsentanten von Wirbelthieren und namentlich von Säugern untersuchte, sieht im Dotterkern „un organe ancestral qui avec les éléments nucléo-

laires de la vesicule germinative correspond au makronucleus des Infusories, le mikronucleus étant représanté par le reseau chromatique, prenant seul part aux phénomènes de fécondation" (5, S. 35).

Wenn auch diese Definition etwas unbestimmt lautet, so ist um desto entschiedener die Stellungnahme Balbiani's (2): er sieht im Dotterkern der Araneiden ein Homologon des „Centrosoma" im Sinne Boveri's, d. h. eine Attractionssphäre sammt dem darin eingeschlossenen Centralkörper, ohne allerdings wirkliche Centralkörper oder das Verhalten des Dotterkernes in der Mitose gesehen zu haben. In einer fast gleichzeitig mit der obengenannten erschienenen Arbeit tritt Mertens (10) der Deutung Balbiani's entschieden entgegen; nach diesem Autor sollen unter dem Namen „Dotterkern" zwei grundverschiedene Bildungen beschrieben worden sein, bald sind es Attractionssphären, welche schon den Primordialeiern zukommen, bei denen Mitosen thätig sind und noch eine Zeitlang bei den sich nicht mehr theilenden individualisirten Eiern in der Wachsthumsperiode persistiren (wobei jedoch Centralkörper in den ruhenden Eiern nur ausnahmsweise nachzuweisen wären), es sind somit Bildungen, welche mit den von den Autoren, z. B. Henneguy, beschriebenen Dotterkernen nichts gemeinsam haben, da ja letztere, nach Henneguy's Angaben, in den Primordialeiern noch fehlen und erst in der Wachsthumsperiode auftreten sollen.

Die von Henneguy beschriebenen, mit Safranin sich roth färbenden Kugeln sind dagegen nach Mertens nucleoläre Produkte, die aus dem Kern in das Eiplasma ausgestossen werden; dass dieselben jedoch nicht centrosomaler Natur sind, erhellt nach Mertens aus ihrem Vorkommen in den Eizellen gleichzeitig mit echten Attractionssphären, ja sogar in mitotisch sich theilenden Primordialeiern: in letzteren Fällen sind an den Spindelpolen deutliche Centralkörper sichtbar, im Eiplasma liegen dagegen die Körner, welche nach Mertens' Meinung von Henneguy für Dotterkerne angesprochen wurden.

Die Angaben Balbiani's bleiben durch Mertens Behauptungen zunächst unberührt, es ist auch sehr fraglich, ob die safranophilen Körner, die von ihm in den Eizellen neben den „Sphères attractives" beobachtet wurden, wirklich mit den Henneguy-

schen Dotterkernen identisch sind — ich glaube vielmehr, dass es sich um die oben erwähnten chromatoiden Körper handelt.

Ist aber Mertens letzte Behauptung nicht stichhaltig, so wendet sich Mertens Waffe gegen ihn selbst.

Die zwei neuesten Publicationen über den Dotterkern rühren von O. van der Stricht (18) und van Bambecke (3).

Nachdem Ersterer die Genese des Dotterkernes in den Ovocyten des Weibes und der Spinne aus der s. g. „Couche vitellogène“ besprochen hat, wendet er sich zur Frage über die Bedeutung des Dotterkernes: er neigt zu der oben citirten Ansicht von Balbiani, hält aber die Frage trotzdem nicht für spruchreif:

„Pour établir avec tout la certitude voulue cette homologie (sc. mit dem Nebenkern der Samenzellen) . . . il faudrait ou bien pouvoir établir que le noyau vitellin provient de la sphère attractive persistant après la dernière division des oogonies . . . ou bien qu'elle engendrera la sphère attractive du premier fuseau de maturation“ (S. 138). Letzterer Nachweis wird meines Erachtens nach dem oben Auseinandergesetzten kaum gelingen, ersteren glaube ich an dieser Stelle dargebracht zu haben.

v. Bambecke (3) hält den Dotterkern für einen „Centre des formations plastiques de vitellus“, eine Deutung, die von der unserigen anscheinend abweichend ist. Indem Meves (8) statt der wenig präcisen und von verschiedenen Autoren sehr widersprechend gebrauchten Bezeichnung „Sphäre“ für die Nebenkerne der Samenzellen den Namen „Idiozom“ vorschlug und zugleich eine Characteristik derselben gab, versuchte er dem neugeschaffenen Begriffe auch die Dotterkerne der Eier zu subsummiren: „die gleiche Bezeichnung (Idiozom) würde auch auf die s. g. Dotterkerne der Ovarialeier, welche nach Flemming und Balbiani als Homologa der in den Hodenzellen auftretenden Gebilde aufzufassen sind, Anwendung finden müssen, obgleich der sichere Nachweis von Centralkörpern in ihnen meines Wissens noch nicht erbracht ist“ (S. 318). Ich glaube aber, dass in diesem Nachweis der Kernpunkt der Frage liegt: dass das Endschicksal der beiden in Betracht kommenden Gebilde ein ganz verschiedenes ist, wurde durch die spermatologischen Untersuchungen der letzten Jahre mit aller Deutlichkeit dargethan.

Eine Gleichstellung des Dotterkernes mit dem Nebenkern

kann daher nur auf Grund einer Uebereinstimmung in der Entstehung und event. auch im Bau der fertigen Gebilde versucht werden.

Ich glaube daher, dass erst durch den sicheren Nachweis von Centralkörpern innerhalb der Dotterkerne die Homologisirung beider Gebilde vollständig berechtigt wird, namentlich, wenn man, wie ich es zu thun geneigt wäre, das Hauptgewicht bei der Definition des Idiozoms auf die Anwesenheit von Centralkörpern innerhalb einer „specifisch beschaffenen Hülle" (Meves) legt.

Es wäre nun noch genauer zu untersuchen, wie die Dotterkernsubstanz, also das Idiozom des Eies, sich bei der Mitose verhält (s. o. S. 381). Es sind darüber bis jetzt keine genaueren Angaben vorhanden, da die Mehrzahl der Autoren den Dotterkern in den Eiern der Wachsthumsperiode untersucht haben, bei welchen vielleicht ab und zu eine Mitose eintreten dürfte, im ganzen aber zur Seltenheit gehört.

Mertens (10) bildet eine Mitose eines Primordialeies ab, in welchem jedoch die Substanz seiner „Sphère attractive" noch nicht scharf individualisirt ist: es kam das Stadium des Muttersternes zur Abbildung, an dessen beiden Polen, um die Centralkörper herum, eine Anhäufung von dichterem Protoplasma zu sehen ist.

Desto zahlreicher sind die Angaben über die Rolle des Idiozoms in den Mitosen der Spermatocyten: Der Vorgang scheint nach mehreren verschiedenen Typen zu verlaufen, wie es auch u. A. Meves in seinem letzten Bericht (9) bethont.

Bei den Spermatocythen des Salamanders wird nach den Angaben von Meves durch die heranwachsende, im Idiozom entstehende Centralspindel ersteres gesprengt; die einzelnen Brocken der Idiozomsubstanz lagern sich dem Kern dicht an, flachen sich ab und werden allmählich der Beobachtung entzogen. Durch den beschriebenen Vorgang frei gewordene Centralspindel kann nunmehr zur Bildung der achromatischen Theilungsfigur in directe Verbindung mit den Fäden der Zellsubstanz treten.

Die in manchen anderen Punkten abweichende Angaben von Rawitz (14) stimmen in der uns beschäftigenden Frage mit denen von Meves überein, indem er ebenfalls von einer Zerbröckelung der Idiozomsubstanz spricht. Aehnlich lauten die

Angaben von Murray über die Fragmentirung des Nebenkernes bei der Mitose der Spermatocyten der Helix (12).

Ganz anders scheint der Vorgang bei den Spermatocyten der Ratte nach den Angaben von Lenhóssek zu verlaufen (6): Die Centralkörper wandern sehr frühzeitig aus dem Nebenkern heraus, wobei letzterer zunächst intact bleibt und nur eine Schrumpfung erleidet. Ob und wann zwischen den Centralkörpern eine Centralspindel auftritt ist aus v. Lenhossék's Angaben nicht zu ersehen. Im Stadium des Muttersternes soll jedoch die Sphäre noch deutlich als ein geschrumpfter, in der Peripherie der Zelle gelegener Klumpen zu sehen sein.

Es wäre noch der Angaben von Moore (11) zu gedenken, welcher die Centralspindel in den Spermatocyten der Elasmobranchier aus der Substanz des Nebenkerns hervorgehen lässt.

Meine Befunde an dem Idiozom des Meerschweinchenseies knüpfen sich am engsten den letzterwähnten Angaben an. Im Stadium eines lockeren Knäuels ist bei den jungen Ovogonien das Idiozom in seiner vollen Integrität noch zuweilen vorhanden (Fig. 6). Die beiden Centralkörper sind bald durch eine Centrodesmose, bald durch eine helle Stelle, welche als die erste Anlage der Centralspindel angesprochen werden dürfte, verbunden.

Im weiteren Fortschreiten der vorbereitenden Mitosenstadien kann ich eher von einem allmählichen Zerfliessen der Idiozomsubstanz, als von einer Zerbröckelung derselben sprechen (Fig. 5): Man sieht dem Kerne an einer Stelle eine ziemlich deutlich abgegrenzte, im Gegensatz zu dem übrigen Cytoplasma leuchtend roth (bei Rubin-Nachfärbung) gefärbte Sichel angelagert, in deren Innerem eine kleine Centralspindel sehr deutlich hervortritt.

Von einer Strahlung innerhalb der Idiozomsubstanz oder des Cytoplasma ist noch nichts wahrzunehmen.

Bestimmend für die Deutung der weiteren Rolle des Idiozoms scheint mir aber das oben erwähnte in Fig. 7 abgebildete Stadium der Mitose zu sein: Im Centrum der in einem Kreise gelagerten Chromatinschleifen ist in einer compacten roth gefärbten Substanz die Centralspindel eingebettet; von beiden Polen derselben geht eine deutliche Strahlung aus, die sich zu den Chromosomen zieht: Es kann somit gar keinem Zweifel unterliegen, dass bis in die späteren Stadien hinein, die achromatische

Figur in der Substanz des Idiozoms liegen bleibt und von derselben nicht scharf zu trennen ist. Ob man berechtigt ist, daraus einen Schluss auf die Herkunft der ganzen Strahlung einer völlig ausgebildeten Mitose aus der Idiozomsubstanz zu ziehen, ist eine andere Frage, die ich hier nicht entscheiden kann. So viel kann ich aber behaupten, dass während der weiteren Ausbildung der achromatischen Figur, die Idiozomsubstanz nur ganz allmählich schwindet, so dass z. B. an den Polen einer Muttersternfigur die grauschwarz gefärbten, gegen den Centralkörper zu convergirenden Spindelfasern noch von Spuren derselben umgeben sind. Andererseits konnte ich ausser der Anhäufung der Idiozomsubstanz um die Centralspindel nie andere Substanzbrocken oder sonstige Residuen des Idiozoms bei den verschiedenen Mitosestadien finden.

Es wäre gewagt, in anbetracht der scharf umgrenzten Rubinfärbung des Idiozoms, von einer specifischen färberischen Reaction der Substanz derselben zu sprechen und jede, entsprechend gefärbte Substanzanhäufung im Eicytoplasma für einen Bestandtheil oder Product des Idiozoms zu erklären.

Etwas anderes ist es aber, wenn man den ständigen, in allen Mitosestadien bewahrten Zusammenhang der distinct rothgefärbten Substanz mit den Centralkörpern resp. der Spindel beobachten kann, wie es in unserem Falle bei der Mitose der Eizellen der Fall ist. Die Unterschiede der beiden benachbarten Stadien Fig. 6 und 7 sind so graduell, dass man mit Sicherheit behaupten kann, dass die zunächst noch sehr begrenzte in Fig. 7 dargestellte Strahlung durch entsprechende Umformung der Idiozomsubstanz der Fig. 6 entsteht. Diese Gestaltänderung könnte vielleicht auf einer einfachen Modification des Aggregatzustandes der Idiozomsubstanz beruhen: Würde dieselbe z. B. flüssiger werden, so könnte bei ihrem Zerfliessen im umgebenden Cytoplasma die Strahlung auf einem von A. Fischer (4) angegebenen Wege zu Stande kommen.

Damit will ich natürlich nicht gesagt haben, dass man sich die Ursache des Auftretens der Strahlung auf diesem Stadium nicht auch anders vorstellen könnte. Je weiter die achromatische Figur ausgebildet wird, desto mehr schwindet die Anhäufung der Idiozomsubstanz um die Fasern der ersteren. Die achromatische Figur beschränkt sich fast ausschliesslich auf eine

Centralspindel und halb durchgehende Fasern. Von einer Polstrahlung sind nur in vereinzelten Fällen schwache Andeutungen wahrnehmbar (Fig. 8). Wie ich schon oben hervorgehoben habe, lassen sich über das Material für die ganze definitive achromatische Figur nur mehr oder weniger begründete Vermuthungen aussprechen: Es läge am Nächsten, dieselbe in ihrem ganzen Umfange aus der Idiozomsubstanz abzuleiten. Es spricht dafür ausser den oben angeführten Gründen noch der folgende Umstand: Die Idiozomsubstanz ist trotz ihrer sehr scharfen Abgrenzung von dem umgebenden Cytoplasma wachsthums- und folglich auch assimilationsfähig: Man kann es aus der regelmässigen, sehr bedeutenden Grössenzunahme des Idiozoms der älteren Eier (Fig. 1—3) im Vergleich zu demjenigen der jungen (4, 5, 6) ersehen: Es lässt sich somit leicht denken, dass, indem die ursprüngliche Idiozomsubstanz zur Bildung der auftretenden Strahlung verbraucht wird, immer neues Cytoplasma in den Bereich derselben aufgenommen wird und auf diesem Wege das Material für die ganze achromatische Figur liefert.

Es wäre auch an eine nucleäre Herkunft eines Theiles der achromatischen Figur, namentlich der Insertionsfasern derselben zu denken: Eine solche wurde u. A. in der letzten Zeit von Niessing (13) bei Spermatocyten des Salamanders beschrieben, ich konnte jedoch in meinen Präparaten keinen Anhaltspunkt für eine derartige Annahme finden.

Eine Verwendung der Idiozomsubstanz für die Bildung der Strahlenfigur wurde u. A. von Auerbach für die Spermatogonien der Paludina vivipara beschrieben (1): Der in einen Meniscus abgeflachte Nebenkern theilt sich auf einem bestimmten Mitosestadium in zwei Portionen, die sich an die entgegengesetzten Pole der Zelle begeben und aus sich die Strahlung der Spindel hervorgehen lassen. Auch für die grossen Spermatogonien des Salamanders wird ein ähnliches Verhalten der Idiozomsubstanz von Meves (8) angenommen: „Man könnte . . . solange entgegengesetzte Beobachtungen nicht vorliegen, muthmassen, dass auch in diesen Zellen, anders wie in den Spermatocyten desselben Thieres, die Masse des Idiozoms zum Aufbau der Spindelfasern im Beginn der Mitose herangezogen wird."

Meves kommt auf diese Möglichkeit auf Grund der Thatsache, dass das Idiozom nach Ablauf der Mitose sich aus

den Spindelfasern, oder einer in ihnen enthaltenen Substanz reconstruirt. Er glaubt wenigstens, seine Bilder nur in diesem Sinne deuten zu können.

Es wäre sehr interessant, wenn es sich bestätigen liesse, dass die ältere, d. h. in den älteren Samenzellen (Spermatocyten) vorhandene Idiozomsubstanz ein anderes Verhalten, vielleicht in Folge einer veränderten Consistenz, als in den jüngeren Samenzellen, den Spermatogonien, aufweist.

Nach den von mir in den jungen und älteren Ovarialeiern beobachteten Bildern ist es nämlich für mich im hohen Grade wahrscheinlich, dass die Consistenz der Idiozomsubstanz in den älteren, in der Wachsthumsperiode stehenden Eiern eine ganz andere, und zwar eine viel compactere, als bei den jungen sich theilenden Eiern ist.

Ich habe in den Fig. 5 u. 7 ein allmähliches Zerfliessen der Idiozomsubstanz ohne scharfe Grenzen gegen das Eiplasma beschrieben. In den älteren Eiern ist es dagegen nichts Seltenes, einzelne eckige Defecte in den scharf abgesetzten Conturen der Idiozomen zu treffen (Fig. 2). Man hat den Eindruck, als ob sich die Idiozomsubstanz zerbröckeln liesse.

Ein ähnliches Verhalten, wie das letzterwähnte Bild zeigen ja übrigens die Abbildungen mehrer Autoren, in besonders exquisiter Weise bei Murray (12). Ob es sich wirklich ähnlich auch im lebenden Objecte verhält, könnte natürlich nur aus einer Prüfung des Lebenden erschlossen werden. Letztere dürfte sich auch leicht bewerkstelligen lassen. Ich konnte sie aber leider vorläufig nicht vornehmen, da mir für die vorliegende Untersuchung nur conservirtes Material zur Verfügung stand.

Der Vorgang der Reconstruction des Idiozoms nach dem Ablauf der Mitose wurde meines Wissens bis jetzt noch nicht genügend verfolgt.

Meves (7) nimmt für die Spermatogonien des Salamanders an, dass das Idiozom nach Ablauf der Mitose sich aus den Spindelfasern oder einer in ihnen enthaltenen Substanz reconstruirt; nach der ersten Reifungstheilung der Spermatocyten kommt es dagegen nicht mehr zu einer Bildung eines einheitlichen compacten Idiozoms, man sieht vielmehr in der Umgebung des Centralkörpers einzelne Brocken der Idiozomsubstanz liegen. Bei Arion lässt sich dagegen nach Murray (12) mit Sicherheit

feststellen, dass die Idiozomfragmente in den Spermatocyten zweiter Ordnung wieder zu einem einheitlichen Körper verschmelzen.

Bei den Spermatocyten der Ratte entziehen sich nach Lenhóssek (6) nach dem Stadium der Metakinese die Nebenkernreste dem Blicke. Auf welche Weise der neue Nebenkern in den Tochterzellen sich reconstruirt, konnte v. Lenhóssek nicht mit Sicherheit nachweisen. Dieselbe Lücke in der Verfolgung des Idiozoms muss ich leider auch für mein Object zugeben. In den Schlussfasen der Mitose wird die ganze achromatische Figur auf ein Minimum reducirt: Es bleibt nur der compacte Spindelrest mit dem Zwischenkörperchen übrig, von Spindeln oder Strahlung an den gewesenen Polen der Mitose, in der Umgebung der Centralkörper, ist dagegen keine Spur mehr vorhanden. Ebenso wenig liess sich in meinen Präparaten irgend eine Substanzanhäufung um die Centralkörper nachweisen.

Es ist mir somit völlig unklar geblieben, wie die nachträgliche Anhäufung der Idiozomsubstanz, um die Centralkörper zu Stande kommt. Es liegt wohl die Vermuthung nahe, dass die Substanz der Spindel, die sich in den Telophasen im Cytoplasma gelöst hat, nachträglich wieder um den Centralkörper als Centrum „herauskrystallisirt.“ Beweisen lässt es sich aber keinesfalls; ich möchte jedoch nur noch erwähnen, dass der Spindelrest mit dem Zwischenkörperchen sehr lebhaft Rubin aufnimmt und darin an die Idiozomsubstanz erinnert. Ich glaube aber kaum, dass man diesem färberischen Verhalten einen zu grossen Werth beimessen kann.

Ich glaube somit, dass man aus dem Vorhergehenden folgende Thatsachen als sicher festgestellt annehmen kann:

1. Der s. g. Dotterkern der jungen, sich theilenden Ovocyten ist eine wirkliche Sphäre im Sinne v. Benedens, d. h. besteht aus einer Anhäufung einer Plasmamasse, welche gegen das umgebende Cytoplasma scharf abgegrenzt ist und die Centralkörper umhüllt: Bei der Mitose entsteht aus dieser Plasmaanhäufung sicher ein Theil, wahrscheinlich auch die ganze achromatische Figur.

Die scharfe Abgrenzung dieser Plasmamasse von dem um-

gebenden Plasma berechtigt uns auch zu der von Meves für die Nebenkerne der Samenzellen eingeführten Bezeichnung „Idiozom".

Ob dieser Idiozomsubstanz eine specifische chemische Beschaffenheit, oder nur ein anderer Aggregatzustand, als dem umgebenden Cytoplasma zukommt, lässt sich nicht sicher feststellen.

2. Nachdem das Idiozom der Ovocyten im Laufe der Mitose vollständig aufgebraucht wurde, tritt es in den Eiern der Wachsthumsperiode wiederum als eine deutlich abgegrenzte Hülle der Centralkörper auf: es scheint dabei seine physikalische Beschaffenheit eine etwas andere und zwar eine consistentere geworden zu sein, indem die Idiozomsubstanz sich unter Umständen zerbröckelt, und auch unter diesen Erscheinungen in den älteren Eiern zu Grunde geht, resp. sich der Beobachtung entzieht. Auch in dieser Modification ihrer Beschaffenheit in den älteren Eiern, zeigt die Idiozomsubstanz des Eies die grösste Aehnlichkeit mit derjenigen der Samenzellen, indem sie sich bei den Spermatogonien des Salamanders anders, als bei den Spermatocyten verhält (Meves 7).

3. Eine directe Abstammung dieser späteren Idiozomsubstanz aus der bei den Mitosen der Ovocyten thätigen, lässt sich, an unserem Objecte wenigstens, nicht sicher nachweisen, jedoch mit Wahrscheinlichkeit vermuthen.

Strassburg i. E. d. 17. März 1900.

Literatur-Verzeichniss.

1. Auerbach, Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina Vivipara. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 30. N. F. 23. 1896.
2. Balbiani, Centrosome et „Dotterkern". Journal d'Anatomie. 1893.
3. Bambecke, C. van, Archives de Biologie. 1898.
4. A. Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
5. Henneguy, Le corps vitellin de Balbiani dans L'oeuf des Vertébrés. Journal d'Anatomie. 1893.
6. v. Lenhóssek, Untersuchungen über Spermatogenese. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 51. 1898.
7. Meves, F., Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechts-

zellen von Salamandra maculosa. Archiv f. mikroskopische Anat. Bd. 48. 1897.
8. Derselbe, Ergebnisse von Meckel und Bonnet Bd. 6. 1896.
9. Derselbe, Ergebnisse von Meckel und Bonnet Bd. 8. 1898.
10. Mertens, Recherches sur la signification du corps vitellin. Arch. de Biologie Bd. XIII. 1893.
11. Moore, On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranche. Quart. Journ. of microsc. Science. V. 38. 1895.
12. Murray, Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix et Arion. Zoologische Jahrbücher. XI. 1898.
13. Niessing, G., Zellstudien. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 55. 1899.
14. Rawitz, Untersuchungen über die Zelltheilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 53. 1898.
15. Rabl, H., Zur Kenntniss der Richtungsspindeln etc. Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. 106.
16. Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 45. 1895.
17. Derselbe, Festschrift des medicinisch naturwiss. Vereins in Würzburg. 1899.
18. van der Stricht, Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Kiel. 1898.

Erklärung der Figuren auf Tafel XVI.

Sämmtliche Figuren von Meerschweinchenovarien. Fixirung in Alkohol-Eisessig-Chloroform. Färbung mit Eisenhämatoxylin-Rubin. Vergrösserung: Seibert Apochromat 2 mm. Comp.-Ocular 12. Höhe des Objecttisches.

Fig. 1. Ein Ei aus der Wachsthumsperiode: Ovar eines 12tägigen Thieres. 1—2 reihige Zona granularis. Idiozom mit 2 Centralkörpern. Im Eiplasma zwei chromatoide Nebenkörper.

Fig. 2 u. 3. Abweichende Idiozomformen; dasselbe Object und Stadium. Fig. 2 — eine deutliche Centralspindel: die Contur des Idiozoms an einer Stelle scharf abgebrochen. Fig. 3 — gelappte, unregelmässige Form des Idiozoms mit zwei hantelförmigen Centralkörpern.

Fig. 4—8. Eier aus der Reifungsperiode — ausgetragenes Meerschweinchen.

Fig. 4. Junges Ei im beginnenden Spiremstadium. Idiozom mit Centralkörpern sehr scharf gegen das dichte Cytoplasma abgesetzt.

Fig. 5. Dasselbe Object: Spiremstadium: die Conturen des Idiozoms

sehr undeutlich, zerfliessend, zwischen den Centralkörpern eine kleine Centralspindel.

Fig. 6. Ein weiteres Mitosestadium: Kernmembran fast vollständig aufgelöst. Das Chromatin in einzelne Schleifen mit regelmässiger Orientirung zerfallen. Die Contur des Idiozoms unregelmässig zackig. Zwischen den Centralkörpern eine Centralspindel.

Fig. 7. Die Chromatinschleifen zu einem Mutterstern geordnet. Die Centralspindel mit einer sehr deutlichen, von der Idiozomsubstanz ausgehenden Strahlung in einem höheren Niveau im Centrum des Sternes.

Fig. 8. Aequatorialplatte. An einem Pole schwache Andeutungen einer Polstrahlung. An den Spindelpolen geringe Anhäufungen einer sich rosaroth färbenden Substanz.

(Aus dem anatomischen Institut zu Freiburg i. Brsg.)

Die Entwickelung der Milz bei den Amnioten.

Von

Dr. **W. Tonkoff.**

Hierzu Tafel XVII, XVIII u. XIX und 8 Textfiguren.

Bekanntlich ist die Entwickelungsgeschichte der Milz im Verlaufe der letzten Jahrzehnte Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Die dabei gewonnenen Ergebnisse jedoch waren nichts weniger als übereinstimmend. Als Ursprungsstätten sind alle nur möglichen Quellen in Betracht gezogen worden. Die Einen leiteten die Milz aus dem Mesenchym, die Andern aus dem Coelomepithel ab. Noch Andere liessen die Milz, analog den Drüsen des Darmkanales, sich durch Ausstülpung aus dem Entoderm entwickeln. Nach Ansicht mancher Autoren soll die Milz aus Wanderzellen entodermalen Ursprunges hervorgehen. Auch eine gleichzeitige Betheiligung von Entoderm, Mesoderm und Mesenchym bei der Bildung der Milz ist angenommen worden. Kurz als einzige Quelle, auf die bisher die Milz noch nicht

zurückgeführt worden ist, finden wir das Ectoderm. Aus diesem Widerstreite der Meinungen lässt sich natürlich kein positiver Schluss ableiten. Dass bei verschiedenen Geschöpfen die Milz aus gänzlich verschiedenen Ursprungsstätten hervorgehen sollte, ist wenig wahrscheinlich. Und auch mit Bezug auf eine und dieselbe Thierspecies gehen die Ansichten oft weit auseinander.

Man wird also zugeben müssen, dass für uns die ontogenetischen Ursprungsstätten der Milz noch im Dunkeln liegen. Dies erscheint gewiss überraschend im Hinblick auf den vorgeschrittenen Zustand der modernen Lehre von der Organentwickelung. Das Erscheinen vorliegender Arbeit bedarf unter solchen Verhältnissen keiner besonderen Rechtfertigung. Sie stellt sich zur Aufgabe, die Entwickelung der Milz auf ganz frühen Stufen, in welche ein Einblick bisher nicht gewonnen ist, zu verfolgen und die Reihe der Entwicklungsphasen möglichst continuirlich Schritt für Schritt bis zum Augenblicke des ersten Auftretens der Milz zu durchforschen. Sind doch die früheren Beobachter grade in den einen wesentlichen Fehler verfallen, dass sie aus der Betrachtung zusammenhangsloser, nicht selten weit entlegener Stadien auf das Ganze einen Rückschluss zogen, dass sie Entwickelungsphasen, die in Wirklichkeit ohne direkte Beziehungen zu einander standen, in unmittelbaren Zusammenhang brachten, oder die bestehenden Lücken durch Speculationen auszufüllen suchten.

Um dem Vorwurfe der Einseitigkeit zu entgehen und allgemeinere Gesichtspunkte zu gewinnen, zog ich Vertreter verschiedener Thierklassen in den Bereich der Untersuchung. Aus der Reihe der Reptilien standen mir zur Verfügung Embryonen von Lacerta agilis und Crocodilus biporcatus; von Vögeln Gallus domesticus und Anas domestica; von Säugethieren Sus domesticus und schliesslich Homo sapiens.

Aeusserlich zerfällt die Darlegung des Stoffes in drei Abschnitte. Der erste umfasst eine kurze Uebersicht der einschlägigen Literatur, in welcher der gegenwärtige Stand der Frage näher gekennzeichnet wird. Ich beschränke mich hierbei auf kurze Inhaltsberichte einiger Schriften, ohne dieselben einer kritischen Beleuchtung zu unterziehen. In dem zweiten Abschnitte folgt eine Darlegung des hier neu bearbeiteten Materiales, von den Reptilien bis hinauf zu dem Menschen. Im Vordergrunde dieser

Darlegungen steht die Beschreibung der einzelnen Präparate[1], welcher ich bemüht gewesen bin, ein möglichst objectives Gepräge zu verleihen. Viele Entwickelungsstadien sind von unbefangener Künstlerhand genau nach der Natur gezeichnet worden. An die Beschreibung der Präparate knüpfe ich eine genaue Darlegung alles dessen, was nach dieser Richtung hin bereits bekannt ist, vergleiche die Ergebnisse meiner Vorgänger mit meinen eigenen Beobachtungen und komme dann zu einem Schlussergebnisse über die Entwickelung der Milz bei dem betreffenden Geschöpfe. In einem dritten Abschnitte endlich stelle ich meinen Befunden an Amnioten dasjenige gegenüber, was bisher über die Milzentwickelung bei den Anamnien bekannt geworden und fasse dann das Endergebniss des Ganzen zusammen.

Mit einigen Worten ist hier noch die Technik zu berühren. Als Fixirungsmittel ist Sublimat-Eisessig in der Mehrzahl der Fälle benutzt worden. Die Untersuchung der Embryonen geschah vorwiegend an Querdurchschnitten, die senkrecht zu der Region der Milzanlage hindurchgingen. Ich beabsichtigte hierdurch Schrägschnitte der Milzanlage zu vermeiden. Von den verschiedenen Farbstoffen, die zur Anwendung kamen, fand ich am zweckmässigsten eine Combination von Boraxcarmin mit Bleu de Lyon. Es gelang mir dabei mit Hilfe eines überaus einfachen Verfahrens eine differenzirte Färbung der Gewebe ganz junger Embryonen zu erzielen und zwar durch Zusatz einiger Tropfen Jodtinctur zu der Bleu de Lyon-Lösung in 96 % Alkohol. Es können aber die Schnitte auch auf einige Minuten in eine schwache Lösung von Jod in 96 % Alkohol gebracht und nun in gewöhnliche Bleu de Lyon-Lösung übertragen werden. Bei dieser Art der Behandlung färben sich die Präparate schon in einigen Minuten, wogegen ohne Jodzusatz die gleiche Procedur mehrere Stunden oder gar Tage erfordert und bei sehr jungen Embryonen noch andere Schwierigkeiten hinzutreten.

Die vorliegenden Untersuchungen sind ausgeführt worden in dem Freiburger Anatomischen Institute. Im Verlaufe eines

1) Es musste hierbei auch die Frage nach der Entwickelung des Mesenchyms berührt werden, da, wie wir sehen werden, eine irgend eingehende Auffassung der Milzentwickelung kaum denkbar ist ohne gleichzeitige Berücksichtigung der Entwickelungsverhältnisse des Mesenchyms.

ganzen Jahres habe ich die weitgehendste Gastfreundschaft dieser Anstalt genossen und ich fühle mich hierfür dem Direktor derselben, Herrn Hofrath Professor Dr. R. Wiedersheim zu grossem Dank verpflichtet. Meine ganz besondere Dankbarkeit gebührt aber Herrn Professor Dr. Fr. Keibel, auf dessen Veranlassung ich die im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen unternommen habe, für seine mir dabei erwiesene Unterstützung und bereitwillige Ueberweisung einer grossen Anzahl von Serien.

I.

Auf eine Reihe älterer Arbeiten über Entwickelung der Milz, wie diejenigen von Peremeschko (1), A. Götte (2), W. Müller u. A. brauche ich hier nicht näher einzugehen, da dieselben bei der Unvollkommenheit der angewandten Technik nicht viel Positives ergeben, und der Inhalt derselben von mehreren neueren Autoren, denen ich mich sogleich zuwende, mehr oder weniger vollständig wiedergegeben wird.

Die moderne Litteratur unserer Frage wird eröffnet durch Toldt's (4) Artikel „Darmgekröse und Netze", in welchem auch die Entwickelung der Milz berührt wird. Die Untersuchung menschlicher Embryonen, verglichen mit Beobachtungen an Embryonen verschiedener Thiere, führte Toldt zu der Ansicht, das Epithel des Mesogastrium spiele eine wichtige Rolle bei der Entwickelung der Milz[1]). Entgegen älteren Angaben von Fr. Arnold, Bischoff, Götte, Peremeschko und Schenk hebt Toldt hervor, dass bei Mensch und Säugethieren zu keiner Zeit der Entwickelung irgend ein Zusammenhang der Milzanlage mit der Anlage des Pancreas besteht.

Den Untersuchungen von A. Toldt schliesst sich zeitlich diejenige von Maurer (5) an. Dieser Autor untersuchte die Larven von Rana temporaria, Siredon und Triton und fand, dass bei Kaulquappen die ersten lymphatischen Zellen direkte Abkömmlinge des Darmepithels sind, dass sie zwar nach ihrer Ablösung vom Entoderm im Bindegewebe lagern, aber in keiner genetischen Beziehung zu mesodermalen Zellen stehen. „Die

1) Vgl. weiter unten, wo eingehender auf den Inhalt dieser Arbeit zurückgegriffen wird.

Milz der Amphibien in ihrer ersten Anlage ist auch eine entodermale Bildung." Diese seine Anschauung begründet Maurer durch den Befund von karyokinetischen Figuren in dem Entoderm des Darmkanales von Froschlarven mit parallel zur Längsachse des Darmrohres gerichteter Aequatorialplatte, wobei jedoch das Epithel nichtsdestoweniger einschichtig bleibt. Gleichzeitig kommen in dem unter dem Entoderm und in den Scheiden der Darmgefässe befindlichen Mesenchym Zellen vor, welche in Bezug auf Grösse und Struktur Darmepithelzellen sehr ähnlich sehen (die Kerne von Bindegewebszellen weisen nach den Meinungen von Maurer geringere Dimensionen auf). Maurer zieht hieraus den Schluss, dass auch die Milz, welche ganz ursprünglich aus ganz ähnlichen Rundzellen bestehe, aus dem Entoderm hervorgeht. „Freilich" bemerkt Maurer, „stellt sie keine Ausstülpung des Entoderms dar, sondern ihre Bildungszellen benutzen die Scheiden der Darmarterien als Weg, um zum Punkte der Milzbildung zu gelangen" (S. 207).

Zu ganz anderen Ergebnissen als Toldt und Maurer kommt Laguesse (6) auf Grundlage seiner durch zahlreiche Abbildungen gestützten Ermittelungen über die Milzentwickelung bei Acanthias und Trutta fario. Im Augenblicke des Auftretens der Milz bei der Forelle „les cellules de l'endothélium péritonéal se sont encore aplaties, et, prenant plus fortement le carmin, se distinguent presque toujours d'une façon absolument nette du tissu sous-jacent. Dans tous les cas, leur différenciation fonctionelle est plus accentuée que précédement, et il est hors de doute qu'elles sont incapables de fourni un appoint au tissu propre du renflement splénique" (S. 39). Bei Acanthias verschmilzt das viscerale Coelomepithel nicht einmal auf dem Höhepunkt der Zellvermehrung in der Milzanlage mit dem darunterliegenden Mesenchym. Es erscheint zwar etwas verdickt an dieser Stelle (d. h. über der Milz) und seine innere Grenze sei nicht immer völlig scharf ausgeprägt, doch bilde dies in keiner Weise eine ausschliessliche Besonderheit der Milzoberfläche. Kurz es entwickelt sich die Milz nach Laguesse bei den Selachiern sowohl wie bei den Teleostiern „en rapport immédiat avec la veine sous-intestinal (plus loin veine porte) dans l'épaisseur de la paroi mésodermique primitive de l'intestin, dont elle est une simple bosselure ... Le tissu splenique est à l'origine une simple épaisse-

ment du mésenchym . . . . L'epithélium intestinal y est toujours limité du mésenchyme environnant par une ligne très nette“ (S. 127).

Bei Acipenser, schreibt C. v. Kupffer (7), steht das Pancreas genetisch mit der Milz in engster Beziehung, indem dorsale Darmdivertikel rechts an der Bildung des Pancreas betheiligt sind, links die erste Anlage der Milz abgeben. Es erfolgt dies in der Weise, dass der epitheliale Verband der Zellen sich lockert, die Zellen sich isoliren, abrunden und nun einen Complex von lymphoidem Charakter darstellen. Infolge dieses Vorganges ist die tubuslose Drüse links splenisirt worden. In einer anderen Arbeit schildert C. v. Kupffer (8) die analogen Erscheinungen bei Ammocoetes: „Die linke Hälfte des dorsalen Pankreas verhält sich wie bei Acipenser, sie wandelt sich in lymphoide Zellen um, die in ihrer Gesammtheit der vorderen Anlage der Milz des Störes entsprechen. In beiden Arbeiten wird der successive Entwickelungsvorgang der Milz und des Pancreas an der Hand von Abbildungen vorgeführt.

Maurer's und C. v. Kupffer's Mittheilungen veranlassten Laguesse (9) zu nochmaliger Durchsicht seiner alten Präparate und zur Anfertigung einiger neuer. Aber auch jetzt vermochte er keinerlei Thatsachen zu Gunsten der Maurer'schen Hypothese zu eruiren und sah seine früheren Aufstellungen neu bestätigt: „l'origine mésodermique de la rate me semble donc établie d'une façon à peu près certaine chez la truite et chez l'acanthias, et je ne puis actuellement modifier sur ce point mes conclusions premières“ (S. 26).

Janošik (10) fand ebenfalls keine Bestätigung der Maurer-Kupffer'schen Lehre vom entodermalen Ursprunge der Milz, erklärt sich aber auch mit Laguesse's Darlegungen nicht einverstanden: „j'ai trouvé que quand les premières traces de la rate se font voir, le mésothélium adjacent commence à proliférer. Je trouve cette prolifération très nettement accentuée chez les embryons de Lacerta, moins marquée chez le poulet et chez mammifères. Les cellules qui proviennent directement du mésothélium s'arrangent en groupes qui constituent les centres de prolifération de Flemming“ (S. 71). Janošik schliesst sich ganz den Darstellungen Toldt's an.

Das Jahr 1897 brachte gleichzeitig die Arbeiten von

Kraatz (11) und Woit (12). Kraatz untersuchte eingehend die Entwickelung der Milz bei Alytes obstretricans und Rana temporaria und gelangte dabei zu folgendem Schlusse: „Die Milz geht aus einer stärkeren Ansammlung von Zellen des Mesenteriums hervor, deren Ableitung aus dem Darmepithel mir in dieser Entwickelungszeit und in der von Maurer geschilderten Weise nicht gelungen ist ... Die wahre Herkunft der Milzzellen ist auch aus meinen Beobachtungen nicht erwiesen, die Möglichkeit der mesodermalen Abstammung derselben muss offen gehalten werden."

Die umfangreiche Arbeit Woit's gründet sich auf Untersuchungen an Amphibien (Siredon pisciformis, Triton taeniatus, Rana temporaria) und Vögeln (Passer domesticus, Columba domestica, Gallus domesticus). Nach Woit entwickelt sich die Milz bei den Urodelen wie bei Acipenser und Ammocoetes (C. v. Kupffer) aus der dorsalen Pancreasanlage. Woit schliesst dies aus dem Umstande, dass in frühen Entwickelungsphasen die Elemente der einen in die der anderen vollständig übergehen. Bei Rana entwickelt sich die Milz an der Ursprungsstelle der Arteria mesenterica aus der Aorta, als eine kleine Anhäufung von Zellen, welche die Gefässwand umgiebt. Bezüglich des Ursprunges dieser Zellen ist es, wie Woit bemerkt, schwer zu unterscheiden, ob die Maurer'sche Ansicht richtig ist oder nicht. „Ich muss gestehen, dass ich durch meine Beobachtungen zu keinem sicheren Resultate gelangt bin" (S. 164). Demungeachtet erklärt Woit in seinem Schlussresumé, die Milz bei Rana gehe aus mesenchymatösen Elementen hervor; bei den Vögeln entwickele sich die Milz aus mesenchymatösen Elementen, die zum Theil aus dem Mesenchym des Darmfaserblattes, zum Theil aus Zellcomplexen der dorsalen Pancreasanlage stammen[1]). Woit's Darlegungen werden begleitet von zahlreichen, vorwiegend schematisch gehaltenen Abbildungen.

Endlich ist als jüngste Arbeit über Entwickelung der Milz die in russischer Sprache abgefasste Dissertation von B. Choronschitzki (13) zu nennen, welche ich hier durch einen etwas längeren Bericht den jener Sprache unkundigen Lesern[2]) zugäng-

1) Auf diesen Theil der Woit'schen Arbeit komme ich bei der Beschreibung meiner eignen Präparate noch zurück.

2) Soeben ist nach Abschluss meiner Arbeit der Aufsatz von Choronschitzki mit einigen Aenderungen in den anatomischen Heften

lich machen möchte. Ch. benutzte ein so umfangreiches Material, wie es keinem der bisherigen Forscher zu Gebote gestanden: mit Ausnahme der Fische lagen ihm Vertreter aller Thierklassen zur Benutzung vor. Aus der Reihe der Urodelen untersuchte Ch. Salamandra maculosa, Salamandra atra, Siredon pisciformis und Menobranchus lateralis. Bei dem erstgenannten Geschöpfe schildert Ch. die Entwickelungsverhältnisse der Milz einlässlicher, bei den übrigen wiederholen sich, wie er bemerkt, die nämlichen Erscheinungen. Die erste Anlage der Milz bei Salamandra maculosa erscheint als eine Verdichtung des Mesenchymgewebes, deren Zellen in freie (die Mehrzahl) und fixe einzutheilen sind; letztere bilden mit ihren Fortsätzen ein Netz, in dessen Schlingen die freien Zellen sich lagern. Der mesodermale Belag der Milz besitzt in diesem Stadium nicht jene regelmässige Structur, wie sie an allen übrigen Theilen des visceralen Blattes des Mesoderms zur Wahrnehmung gelangt; vielmehr erscheint hier die Zellkette des Mesoderms zerrissen, und die Zellen selbst sind nicht spindelförmig, wie sonst am Mesoderm, sondern weisen die Gestalt polygonaler Embryonalzellen auf; infolgedessen unterscheiden sie sich auch in keiner Weise von den freien Zellen der Milz und letztere scheint eines Mesodermbelages zu entbehren. In jenen Elementen der Milz, welche ihrer Lage nach, wie die allerperiphersten, dennoch als dem Mesoderm angehörig erachtet werden müssen, kommen karyokinetische Figuren zur Beobachtung, welche mit ihrer Längsaehse senkrecht zur Milzoberfläche stehen und deshalb zur Ablösung einer der Tochterzellen in die Masse der Milz hinein Anlass geben könnten. Die Quelle jener Zellen, welche die erste Anlage der Milz bilden, erblickt Ch. somit in dem visceralen Coelomepithel; ein anderer Theil der Zellen wird geliefert von dem der betreffenden Gegend angehörigen Mesenchym, ein dritter Theil endlich kommt aus dem Darmepithel durch Emigration dieses letzteren in die Region des Mesenchyms und der Milz. Mit dem Pancreas dorsale hat die erste Milzanlage nichts Gemeinschaftliches, und in dieser Beziehung gehen die Ansichten von Ch. und Woit weit auseinander.

---

von Merkel und Bonnet auch in deutscher Sprache erschienen. Ch. spricht sich jetzt reservirter über die Betheiligung des Entoderms am Aufbau der Milz aus.

Von Anuren untersuchte Ch. Rana temporaria und Bombinator igneus und gelangte zu den gleichen Ergebnissen, wie bezüglich der Urodelen. Er bestätigt die Ansicht Maurer's bezüglich der Einwanderung von Entodermzellen in das Mesenchym und erklärt es sogar für zweifellos, dass in jenen Stadien, wo die Anlage der Milz vor sich geht, ein beträchtlicher Theil der freien Mesenchymzellen entodermalen Ursprunges sei.

Unter den Reptilien fand Ch. bei der Untersuchung von Anguis fragilis, dass Zellen aus dem linken Mesodermblatte gruppen- oder strangweise in die Gegend der Milzanlage ausgeschieden werden. Entodermalzellen werden um die Zeit des Auftretens der Milz in das Mesenchym nicht ausgeschieden, in früheren Stadien jedoch lösen sich von dem Pancreas dorsale nicht nur einzelne Zellen, sondern ganze Zellencomplexe ab, welche in einzelne Zellen zerfallen, die nun im Mesenchym verbleiben.

Die Sippe der Vögel vertritt bei Ch. das Huhn. Auch hier gelangt die Milz in dem Mesenchym zur Entwickelung, unabhängig von dem Pancreas dorsale, hingegen in engster Beziehung zu dem visceralen Blatte des Mesoderms, von wo eine Zellausscheidung einzeln oder in ganzen Haufen vor sich geht; ausserdem erhält das Mesenchym eine gewisse Anzahl entodermaler Elemente, welche in dasselbe vorzugsweise in einem Stadium ausgeschieden werden, welches demjenigen der Milzanlage vorausgeht.

Von Säugethieren endlich untersuchte Ch. das Schaf und constatirte hier nur Austreten einzelner Mesodermzellen in jenes Gebiet des Mesenchyms, wo die Milz zur Anlage kommt. Das Entoderm hat gar keinen Antheil an diesem Vorgange. Weder beim Schafe noch beim Huhn spielt das Pancreas dorsale irgend eine Rolle bei der Entwickelung der Milz.

Schon ein flüchtiger Ueberblick der angeführten Litteratur lässt zur Genüge erkennen, wie sehr die Meinungen der Autoren auf dem uns hier beschäftigenden Gebiete bisher noch auseinander gehen. Während Maurer, Kupffer und Woit eine ausschliessliche oder vorwiegende Bedeutung bei der Entwickelung der Milz dem Entoderm zuschreiben, leiten Toldt und Janošík die Milz von dem Coelemepithel ab, Laguesse und Kraatz hingegen erklären die Milz für ein Derivat des Mesenchyms.

Es erübrigt nun noch, das Wenige anzuführen, was die

neuen embryologischen Handbücher über die Entwickelungsverhältnisse der Milz darbieten. Die Milz, schreibt Bonnet (14), entsteht aus einer Epithelverdickung am Mesogastrium, die Anfangs ohne scharfe Grenze in das Epithel der Serosa des Magens übergeht. Diese Epithelverdickung schichtet sich, Blutgefässe wachsen in sie herein, und die ganze Organanlage schnürt sich mehr und mehr ab, bleibt aber mit dem Mesogastrium oder später mit dem grossen Netze in Zusammenhang. Ihr Gewebe differencirt sich in ein bindegewebiges, von musculösen Trabekeln durchzogenes gefässreiches Gerüstwerk, in dessen Maschen dann die Milzpulpa liegt.

Minot (15) bedauert, dass trotz des Interesses, welches die Entwickelung der Milz nach vielen Seiten hin gewähren muss, dieselbe nur wenig Beachtung erfahren hat. Die Milz geht, wie er fortfährt, aus einer mesenchymalen Anlage hervor, welche beim menschlichen Embryo gegen Ende des zweiten Monates kenntlich wird. Ihre erste Differenzirung ist bedingt durch eine Anhäufung ziemlich grosser lymphoider Zellen mit grossen granulirten Kernen, während die viel kleineren Mesenchymzellen bei Seite rücken.

Auch O. Schultze (16) bestätigt, die Entwickelungsverhältnisse der Milz beim Menschen und bei den Säugethieren seien noch ungenügend klar gelegt, doch gehe die Milz zweifellos aus einer Verdickung des Peritonealepithels hervor.

Nach Kollmann (17) liefert das viscerale Blatt des Mesoderms unter anderem die Milz und die Lymphdrüsen. Für die Säugethiere und den Menschen, bemerkt K. speciell mit Bezug auf die Bildung der Milz, ist das Mesogastrium und zwar das Mesoderm des Magengekröses die Stelle, an welcher Zellenhaufen mit einander verbunden sind und zu immer grösseren und compacteren Mengen anwachsen. Bei den Fischen (bei Acanthias und der Forelle) steht die Milz sofort bei ihrer Anlage in innigem Zusammenhange mit der Vena subintestinalis. Sie tritt auch dort in dem Urdarmgekröse als eine Verdickung auf, einige Zeit nach der Anlage der Leber, des Pancreas und besteht aus mesodermalen anastomosirenden Zellen, an deren Anhäufung das Coelomepithel nicht den geringsten Antheil hat.

Es gehen also, wie O. Hertwig (18) den gegenwärtigen Stand der Frage völlig zutreffend charakterisirt, über die Ab-

stammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials die Angaben der einzelnen Forscher noch auseinander.

II.

Reptilien.

Lacerta agilis.

Aus der Reihe der Embryonen, die mir zur Verfügung standen, will ich hier drei aufeinander folgende Entwickelungsstadien kurz beschreiben. Der eine von ihnen gehört der Privatsammlung des Herrn Prof. F. Keibel, der zweite wurde mir von Herrn Prof. E. Gaupp liebenswürdigst zur Verfügung gestellt, den dritten verdanke ich Herrn Dr. E. Fischer. Bei dem ältesten Embryo erscheint die Milz bereits in einer Ausdehnung von 30 Schnitten (= 300 μ) deutlich entwickelt und besitzt auf dem Querschnitte die Gestalt eines abgerundeten Höckers, welcher an der linken Seite des Mesenterium dorsale duodeni seine Lage hat und aus Mesenchymgewebe besteht. Das caudale Ende der Milz sitzt mit seiner Basis auf der dorsalen Wand der V. omphalomesenterica (Figur 5); auf weiter caudalwärts gelegenen Schnitten tritt innerhalb des erwähnten mesenchymatösen Vorsprunges Pancreasgewebe auf, welches ein unmittelbar an die Vene anstossendes Gebiet einnimmt. Auf den folgenden Schnitten nimmt das Pancreas an Ausdehnung zu; dem entsprechend verringert sich die Masse des Mesenchyms, welches nun nur noch den peripherischen Theil des Höckers einnimmt, wohin es gewissermaassen durch die Bauchspeicheldrüse verdrängt erscheint. Noch mehr caudalwärts erfährt die Masse des Pancreasgewebes eine erneute Einbusse, welcher eine quantitative Zunahme des Mesenchyms parallel geht. Noch weiter besteht der Höcker nur ausschliesslich aus Mesenchymgewebe, nimmt gleichzeitig an Ausdehnung ab und verschwindet sodann völlig. Die mesenchymatöse Anlage der Milz besteht aus Zellen mit runden Kernen und spärlichem Protoplasma, deren Körper sich eng aneinander drängen; hierdurch unterscheidet sie sich von dem Mesenchym des Mesenteriums, welches hauptsächlich aus verästelten Zellen besteht; doch geht das Gewebe der Milz ganz allmählich in das Mesenchym des Mesenterium über, indem

die Anzahl der Rundzellen sich vermindert und die verästelten Elemente das Uebergewicht bekommen. In dem Gewebe der Milz verlaufen Blutgefässe. Das Coelomepithel über der Milzanlage erscheint etwas verdickt im Verhältnisse zu dem die nachbarlichen Mesenterialgebiete deckenden visceralen Coelomepithel; nicht selten erscheint die innere (dem Milzmesenchym zugewandte) Oberfläche des Coelomepithels uneben, sodass nebeneinander Stellen mit dünnen, aus einer Zellreihe, und solche mit dicken, aus drei Zellreihen bestehendem Epithel vorkommen. Zwischen Coelomepithel und Milzmesenchym besteht — mit Ausnahme weniger Punkte — auf allen Schnitten eine deutliche Grenze. Die Gewebe der Milz und des Pancreas sind scharf von einander unterschieden und gehen nirgends in einander über.

Bei dem dem Alter nach nächstfolgenden Embryo findet sich die Milzanlage an der nämlichen Stelle und zeigt die gleichen Beziehungen zu der Vena omphalomesenterica und zum Pancreas, besitzt aber erheblich geringere Dimensionen und erscheint im wesentlichen als eine Verdickung der dorsalen Venenwand, welche gleich dieser letzteren, abgesehen von einer Lage flacher Endothelzellen, fast ausschliesslich aus Mesenchymzellen mit runden Kernen und verschwindend kleinem Protoplasmaleibe sich zusammensetzt; unter diesen Elementen finden sich auf einigen Schnitten vereinzelt oder in Gruppen von 2—3 vereinigt ganz besonders grosse Zellen mit ansehnlichem Kern und durchsichtigem Protoplasma. Zwischen dem Gewebe der Milzanlage und dem Mesenchym des Mesenterium dorsale besteht ein allmählicher Uebergang. In der Milzanlage finden sich bereits blutgefüllte Gefässe. Das Gewebe des Pancreas dorsale erscheint von der Milzanlage, wie überhaupt von dem Mesenchym scharf getrennt. Das die Milzanlage und die Wand der V. omphalo-mesenterica bedeckende viscerale Coelomepithel besteht auf den erwähnten Schnitten aus Zellen, die runden Mesenchymzellen sehr ähnlich sehen; hierbei zeigt das viscerale Coelomepithel über der Milzanlage eine ungleichmässige Dicke, es beherbergt grösstentheils 2—3 Reihen von Kernen, wird aber hin und wieder einreihig, an anderen hinwiederum dicker, wobei die Elemente der tiefen Schichten nicht selten unmittelbar in das Mesenchym übergehen (Fig. 1). Bisweilen erkennt man in den Zellen des Coelomepithels Mitosen mit parallel zur Epitheloberfläche gerichteter

Aequatorialplatte. Soweit es die übrige, nicht verdickte Wand der Vena omphalo-mesenterica bedeckt, besteht das viscerale Coelomepithel aus einer Reihe Rundzellen und erscheint gegen das darunter liegende Mesenchym scharf begrenzt. Das Mesentrium dorsale ist bedeckt von einschichtigem Plattenepithel.

Der dritte Embryo ist noch jünger (Ges.-Länge = 4,75 mm), und hier ist die Anlage der Milz noch nicht so deutlich und unzweifelhaft ausgeprägt, wie in den vorerwähnten Stadien. Doch liegt an entsprechender Stelle bereits eine Anhäufung mesenchymatöser Zellen vor. Man bemerkt nämlich an dem Dorsalende des Pancreas dorsale und in der dorsalen Wand der Vena omphalo-mesenterica dichter aneinander liegende runde Zellen, welche ohne jede Grenze in das Mesenchym des Mesenterium dorsale übergehen und gleichzeitig auf einigen Schnitten von dem visceralen Coemlomepithel unscharf abgegrenzt erscheinen (Fig. 2). Unter diesen Zellen finden sich auf vielen Schnitten die bei dem vorigen Embryo geschilderten grossen Zellen, aber in weit grösserer Anzahl, vor; letztere liegen sowohl in dem Mesenchym selbst, wie in dem letzteres hier bedeckenden visceralen Coelomepithel; nicht selten liegen diese Zellen gerade zwischen Mesenchym und Coelomepithel dort, wo beide ohne scharfe Grenze in einander übergehen (Fig. 2). Diese besonderen Zellen lassen sich im visceralen Coelomepithel der linken Seite des Mesenterium dorsale dicht bis an die linke Keimdrüse verfolgen, mit deren Ureiern sie nach Form und Grösse völlig identisch erscheinen. Das viscerale Coelomepithel, welches das Mesenterium dorsale duodeni linkerseits im Niveau des Pancreas dorsale bedeckt, sowie dasjenige über dem Pancreas dorsale, erscheint zum grössten Theile nicht scharf von dem Mesenchym abgegrenzt, es besteht aus 2—3 Reihen von Kernen. Das Gewebe des Pancreas dorsale hebt sich von dem umgebenden Mesenchym durchaus scharf ab.

Die geschilderten Entwickelungsstadien sind völlig ausreichend, um bezüglich der Herkunft der Milz bei Lacerta zu einer positiven Ansicht zu gelangen. Die Milz wird angelegt in unmittelbarer Nachbarschaft des Pancreas dorsale, in dem Mesenchym des Darmkanals, unter unzweifelhafter Betheiligung des angrenzenden visceralen Coelomepithels. In der literarischen Einleitung habe ich die wenigen Zeilen, welche Janošik dieser Frage widmet, wörtlich angeführt. Er bemerkt, im Beginne der

ersten Entwickelung der Milz bei Lacerta befinde sich das sie bedeckende Coelomepithel im Zustande starker Proliferation, geht aber auf weitere Einzelheiten gar nicht ein. Unter den seine Arbeit begleitenden Figuren giebt es zwei, welche die Entwickelung der Milz bei Lacerta agilis darstellen, und soviel man darnach (die Bilder sind nicht ganz klar) urtheilen kann, entspricht das eine Stadium bezüglich der Entwickelungsstufe meinem älteren; in der Erläuterung seiner Figur 22 schreibt Janošík: „le premier commencement de la rate d'un embryon de Lacerta agilis de 6 jours", was schliessen lässt, der Autor habe die erste Milzanlage nicht beobachtet. Auf jeden Fall erscheint es sehr gewagt, auf Grundlage der erwähnten Figur eine thatsächliche Betheiligung des Coelomepithels an der Entwickelung der Milz zu behaupten, zumal die Abbildung, wie auch Janošík selbst bemerkt, einem Schrägschnitte entspricht. Auf der zweiten Figur von Janošík („un embryon de Lacerta agil. 13 jours après la ponte") erscheint die Milzanlage bereits bedeckt von einschichtigen Coelomepithel, in welchem (wie in der vorigen Figur) Mitosen nicht dargestellt sind.

Für eine thatsächliche Betheiligung des Coelomepithels an der Entwickelung der Milz bei Lacerta sprechen, abgesehen von der grossen Aehnlichkeit bezw. fast völligen Identität der Zellen des Coelomepithels mit denen des Mesenchyms der Milzanlage, hauptsächlich die Erscheinungen des Ueberganges der Coelomepithelzellen in das Mesenchym im Augenblicke der ersten Anlage der Milz; dies beweisen auch die von mir in dem Mesenchym der sich entwickelnden Milz vorgefundenen Zellen vom Typus der Ureier [1]). Grade in frühen Stadien (vgl. Embryo III) erkennt man einen continuirlichen Zusammenhang zwischen diesen und den Ureiern der linken Keimdrüse; einige von ihnen können in der tiefen Mesenchymschicht, neben dem Lumen der Vena omphalo-mesenterica angetroffen werden [2]).

1) Janošík erwähnt nichts von solchen Zellen.

2) Auch Minot (19) beschreibt Ureier ausserhalb des Gebietes der Keimdrüse und zwar im Mesothelium des Mesenteriums bei jungen Acanthiasembryonen. Er stellt es in Frage, ob diese grossen Zellen wirklich Urgeschlechtszellen sind und vermuthet, dass sie auf karyokinetische Vorgänge zurückzuführen sind. Mit Rücksicht auf meine Beobachtungen bei Lacerta vermag ich diese Hypothese indessen nicht

Crocodilus biporcatus.

Dank dem freundlichen Entgegenkommen der Herren Prof. R. Wiedersheim und Prof. Fr. Keibel standen mir die den Genannten gehörenden Serien von Krokodilembryonen zur Verfügung, und ich will hier einen Theil dieses seltenen Materials beschreiben.

Bei dem ersten Embryo [1]) erkennt man in einer Ausdehnung von 50 Schnitten (= 750 μ) schon deutlich die Milz in Gestalt eines halbkreisförmigen Höckers, dessen Höhe annähernd dem Querdurchmesser seiner Basis gleich kommt (Fig. 4). Der Höcker liegt an der linken Seite des Mesenterium dorsale des Magens; mit Ausnahme von 15 cranialwärts gelegenen Schnitten sitzt er mit seiner Basis auf dem Pancreas, welches bereits einen umfangreichen Körper darstellt. Das Gewebe des Pancreas unterscheidet sich deutlich von dem Gewebe der Milz: ersteres besteht aus typischen Drüsenröhren, letzteres erscheint als eine Anhäufung dicht gedrängter Rundzellen mit spärlichem Protoplasma. Auf 20 cranialwärts gelegenen Schnitten sitzt die Milz zur Hälfte in der Masse des Mesenteriums, zur Hälfte ragt sie höckerförmig über letzteres hinaus.

An den Zellen der Milzanlage finden sich viele Mitosen. Die Gefässe durchsetzen die Milz nach verschiedenen Richtungen, einige verlaufen dicht unter dem Coelomepithel. Letzteres erscheint auf den meisten Schnitten von dem Mesenchym der Milzanlage durch eine deutliche Grenze getrennt, an einigen Stellen jedoch ist eine solche scharfe Grenze nicht bemerkbar, hin und wieder gehen die Elemente des Coelomepithels und des Mesenchyms in einander über. Der Gipfel des Milzhöckers ist bedeckt von einem sehr verdickten Coelomepithel (bis zu 4 Kernreihen), die Grenzen zwischen dessen einzelnen Zellen sind schwer unterscheidbar, und es lässt sich nur deutlich feststellen, dass die Zellen der dem Mesenchym zunächst gelegenen Schicht reicher

zu unterschreiben, zumal von mir keine einzige der fraglichen Zellen im Zustande der Karyokinese vorgefunden wurde, während ihre Beziehungen zur Keimdrüse keinem Zweifel unterliegen kann. Was die in Rede stehenden Zellen in der Milzanlage zu bedeuten haben, ist natürlich schwer zu sagen. Auf späteren Entwickelungsstufen (Embryo I) habe ich ihr Vorhandensein in der Milz nicht constatiren können.

1) Der Kopf fehlte bei diesem Embryo.

an Protoplasma sind als die übrigen. An seiner Basis trägt der Höcker ein Epithel von 1—2 Kernreihen und unterscheidet sich durch nichts von dem Coelomepithel, welches die linke Fläche des Mesenterium dorsale bedeckt.

Der zweite Embryo ist älter als der vorige (Ges.-Länge = 14 mm, Stirnscheitellänge = 7,5 mm). Hier erscheint die Milz im Bereiche von 30 Querschnitten (=600 μ) als ein Körper von abgerundeten Contouren, dessen grösster Theil im Mesenterium dorsale sitzt, während ein kleiner Theil über der linken Oberfläche des Mesenteriums hervorragt. Der ventralen Oberfläche der Milz lagert fast unmittelbar das Pancreas an. Dabei unterscheidet sich das Gewebe der Milz stellenweise gar nicht von dem Mesenchym in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Drüsenröhren des Pancreas. Auf anderen Schnitten hat sich rings um das Pancreas dorsale eine deutliche Schicht von Mesenchymzellen mit langezogenen Kernen und etwas Zwischensubstanz gebildet. Was das eigentliche Drüsengewebe des Pancreas betrifft, so unterscheidet dasselbe sich in jedem Falle auffallend von dem umgebenden Mesenchym sowohl, wie von dem Milzgewebe. Letzteres besteht, wie in dem vorigen Stadium, vorwiegend aus eng aneinander liegenden Zellen mit runden Kernen und spärlichem Protoplasma; in geringer Zahl finden sich Zellen mit langgezogenen Kernen und protoplasmatischen Fortsätzen. Das Coelomepithel über der Milz erscheint erheblich verdickt (3—4 Kernreihen); auf dem Reste der linken Fläche der entsprechenden Schnitte (und dabei auch über dem Pancreas) ist das viscerale Coelomepithel einschichtig. Die Grenze zwischen Epithel und Mesenchym der Milz ist ausserordentlich verschieden ausgeprägt, und wechselt sogar an einem und demselben Durchschnitte: sie erscheint bald in Gestalt einer scharfen Linie, welche beide Gewebe deutlich von einander trennt, bald geht sie ganz verloren, und Epithel- und Mesenchymzellen vermischen sich unmittelbar mit einander (Fig. 15).

Bei dem dritten Embryo erscheint die Milz bereits als ansehnlicher Körper, der auf Querschnitten fast regelmässige Kreisform darbietet. Sie liegt in dem Mesenterium dorsale duodeni, zwischen Aorta und Pancreas, und ragt nun an einigen cranialwärts gelegenen Schnitten leicht über die linke Oberfläche des Gekröses hinaus. Von dem Pancreas- und Mesenteriumgewebe

ist die Milz scharf abgegrenzt. Das vorwiegend aus Rundzellen bestehende Milzgewebe beherbergt viele Blutgefässe. Das Coelomepithel über der Milz ist nicht mehr verdickt und von dem Milzgewebe deutlich abgegrenzt.

Leider konnte ich noch jüngere Krokodilembryonen nicht erlangen. Das aber, was ich beobachten konnte, deutet bezüglich der Entwickelung der Milz auf eine grosse Analogie mit den entsprechenden Verhältnissen bei Lacerta. Ueberhaupt sind unsere Kenntnisse von der Milzentwickelung bei den Reptilien weniger vollkommen, als in Bezug auf andere Geschöpfe. Ausser der schon vorhin erwähnten Bemerkung Janošik's kann hier noch die ebenfalls schon citirte Arbeit von Choronschitzki namhaft gemacht werden. Er schildert (s. literarische Einleitung) auf frühen, der Milzanlage voraufgehenden Stadien von Anguis fragilis Abspaltung ganzer Zellgruppen von Pancreas und Zerfall derselben in einzelne Zellen, die in dem Mesenchym verbleiben; nur auf diesem Wege können Pancreaszellen sich an der Entwickelung der Milz betheiligen; im Augenblicke des Auftretens der Milz aber sah Choronschitzki Zellemigration einzig und allein aus dem Coelomepithel. Eine Ablösung von Entoderm in das Mesenchym hinein vermag ich nach meinen eigenen Untersuchungen nicht zu bestätigen: Bei Lacerta erscheint auf den verschiedenen Entwickelungsstufen der Milz und vor ihrer Anlage das Entoderm des Darmes und des Pancreas durch eine deutliche Grenzmarke geschieden von dem umgebenden Mesenchym überhaupt und insbesondere auch von der Milzanlage; wohl findet sich die Milz von Lacerta auf manchen Entwickelungsstufen in nächster Nachbarschaft des Pancreas dorsale, doch habe ich nirgends feststellen können, dass Zellen des einen Organes in die Elemente des anderen übergingen.

Was das Coelomepithel betrifft, so unterliegt die Betheiligung desselben an der Entwickelung der Milz bei den Reptilien meines Erachtens keinem Zweifel, besonders im Hinblicke auf so überzeugende Bilder, wie sie meine Fig. 1 und Fig. 15 darbieten und wo locale Durchbrüche von Epithel in das Mesenchym neben völlig klar ausgeprägten Grenzen zwischen beiden Geweben zur Anschauung gelangen, wo demnach von Schrägschnitten und dergleichen nicht die Rede sein kann.

Vögel.

Die Entwickelung der Milz wurde von mir genauer bei den Vögeln studirt. Zu diesem Zwecke habe ich 21 Embryonen der Hausente, grösstentheils im Alter zwischen 3 und 6 Tagen, und 26 Embryonen vom Huhn, vorwiegend der Altersstufe von 2—5 Tagen in Schnittserien zerlegt. Zur Verfügung standen mir ausserdem zahlreiche Serienschnitte von Embryonen verschiedener Altersstufen aus dem Privatbesitze des Herrn Professor Fr. Keibel. Es waren ausnahmslos Sommereier, und der grösste Theil derselben war unter völlig normalen Verhältnissen, d. h. vom Huhne selbst, bebrütet worden.

Im folgenden beschreibe ich nur einige der typischen Stadien, von denen jedes selbstverständlich in tadelloser Serie vertreten ist. Ich will hierbei von den jüngeren Embryonen ausgehen und successive zu älteren fortschreiten, um ein folgerechtes Bild von der Entwickelung der Milz gewähren zu können [1]. Bei der Untersuchung selbst bin ich in umgekehrter Weise vorgegangen; ich untersuchte zuerst Embryonen von 5—6 Tagen, bei denen die Entwickelung der Milz schon so weit gediehen war, dass eine Verwechselung derselben mit irgend einem anderen Gebilde nicht zu befürchten war. Hatte ich solchergestalt die topographischen Beziehungen der Milz beim Embryo kennen gelernt, so wandte ich mich nun zu dem Studium jüngerer Stufen. So gelangte ich nach und nach zu den ersten Spuren der Milzanlage, wo letztere nur erst aus wenigen Zellen aufgebaut erscheint. Eine kurze Beschreibung widme ich zunächst einigen jüngeren Entwicklungsstufen, um das Verhalten des Mesoderms und Mesenchyms der während der Entwickelung der Milz voraufgehenden Phasen zur Darstellung zu bringen.

Anas domestica.

Embryo I, 3 Tage alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke 10 μ). Lungen und Pancreas noch nicht angelegt. Die Leber erscheint als Ausstülpung des Darmrohres, cranialwärts in zwei Abschnitte zerfallend, welche je dorsal und ventral von der V.

1) Bei der Anordnung des Materiales diente mir als Anhaltspunkt die Entwickelungsstufe der Milz, und nicht Alter oder Grösse der Embryonen.

omphalo-mesenterica ihre Lage haben. Um Gehirn und Rückenmark herum ist das Mesenchym bereits gut entwickelt und aus sternförmigen Zellen bestehend. Das Entoderm des Darmrohres ist überall von dem umgebenden Gewebe scharf abgegrenzt, und seine Zellen gehen nirgends in das Mesenchym über. Das viscerale Coelomepithel ist in einem grossen Theile der Schnitte ausserordentlich stark verdickt, aus 6—8 Reihen von Kernen bestehend, von welchen ungemein viele auf verschiedenen Stufen der Karyokinese sich befinden. Dabei erscheint das viscerale Coelomepithel von nahezu gleicher Dicke sowohl von beiden Seiten des Darmkanals, als auch an dem Mesenterium dorsale, welches denn auch in der Lebergegend und auf den angrenzenden Schnitten im wesentlichen aus Mesoderm besteht, da zwischen den beiden Platten des letzteren Blutgefässe und nur vereinzelte Mesenchymzellen sich vorfinden. Das Coelomepithel, welches das Mesenterium ventrale bedeckt, ist weniger mächtig. Auf Schnitten caudalwärts der ersten Leberanlage erkennt man zwischen letzterem und dem visceralen Coelomepithel das Auftreten mesenchymatöser Zellen, grösstentheils von abgerundeter Gestalt, welche deutlich aus den tiefen Schichten des visceralen Coelomepithels herstammen, da zwischen letzterem und jenen Mesenchymzellen keinerlei Grenze vorhanden ist, während gegenüber dem Entoderm das Mesenchym durch eine scharfe ununterbrochene Grenze abgegrenzt erscheint. An diesen neugebildeten Mesenchymzellen und in den tiefen Lagen des visceralen Coelomepithels giebt es sehr viele Mitosen. An Schnitten cranialwärts von der Lebergegend wird erkennbar, dass das Mesenterium dorsale des Darmes immer breiter und kürzer wird, so dass Darm und Aorta stetig zusammenrücken und die Masse des Mesenchymes im Mesenterium dorsale zunimmt. Gleichzeitig beginnen die Zellen der tiefen Schichten des visceralen Coelomepithels lange Fortsätze, welche gegen das Mesenchym hin verlaufen, und mehr oder weniger reichliche Mengen von Zwischensubstanz zu entwickeln, sodass die Zellkerne nun nicht mehr so eng bei einander liegen, das ganze Gewebe den Charakter des Epithels verliert und Aehnlichkeit mit Bindegewebe erhält. Die Mesodermzellen gehen an dieser Stelle ganz unmerklich in das Mesenchym über. Das der ventralen und lateralen Darmoberfläche anliegende viscerale Coelomepithel behält seinen ursprünglichen

Charakter länger bei, und zwischen ihm und der Darmwand giebt es noch kein Mesenchym; auf weiter cranialwärts gelegenen Durchschnitten jedoch tritt auch hier Mesenchym auf, vorwiegend in Gestalt protoplasmaarmer Rundzellen, die häufchenweise aus dem Mesoderm hervorgehoben. Noch weiter cranialwärts (in der den Kiemenspalten angrenzenden Gegend) erscheint der Vorderdarm überall hin (mit Ausnahme seiner ventralen Oberfläche, welche fast dem Mesoderm aufliegt) umgeben von einer reichlichen Mesenchymmasse, die ohne jede Grenze in das viscerale Coelomepithel übergeht.

Embryo II, 3 Tage 10 Stunden alt. (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin mit Bleu de Lyon, Schnittdicke 10 μ). Magen noch nicht angedeutet. Pancreas dorsale von der Gestalt einer buchtartigen Ausstülpung des Darmes mit starker Verdickung des Entoderms an dieser Stelle. Pancreas ventrale fehlt noch. Beide Lungen soeben angelegt. Der Darm bereits in ganzer Ausdehnung umgeben von reichlichem Mesenchym, welches viele Rundzellen beherbergt; letztere sind besonders zahlreich an der ventralen Fläche des Vorderdarmes, genau in der Höhe der Lungenanlage: sie liegen hier unmittelbar um das Entoderm herum, manchmal in dichten Gruppen. Viele Rundzellen finden sich auch um jenen Theil des Darmes, aus welchem später der Magen hervorgeht. Das viscerale Coelomepithel zeigt links, wie rechts gleiche Dicke (3—4 Reihen von Kernen) und erscheint grösstentheils unscharf von dem darunterliegenden Mesenchym abgegrenzt; an vielen Orten gehen Coelomepithel und Mesenchym völlig in einander über. In der Gegend des Pancreas dorsale ist das viscerale Coelomepithel der linken Seite viel schärfer von dem Mesenchym abgegrenzt, als auf weiter cranialwärts gelegenen Durchschnitten. Das Mesenchym in der Pancreasgegend enthält viele Blutgefässe, und seine Elemente weisen Fortsätze auf, zwischen welchen eine gewisse Anzahl Rundzellen eingeschlossen ist. An den Mesenchymzellen sind überhaupt sehr viele Mitosen bemerkbar. Entoderm überall scharf von dem Mesenchym abgegrenzt.

Embryo III, 3 Tage 18 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke 10 μ). Pancreas ventrale soeben zur Anlage gekommen. Darmrohr umgeben von einer noch grösseren Mesenchymmasse, als auf der vorigen Stufe. Stärker

ausgesprochen ist auch die Anhäufung von Rundzellen um den Vorderdarm, am Orte der Lungenanlage und weiter cranialwärts, sowie um die Lungen selbst; dabei liegen die Rundzellen am dichtesten unmittelbar unter dem Entoderm; die Kerne vieler derselben befinden sich auf verschiedenen Stufen der indirecten Theilung. Besonders zahlreich finden sich solche Zellen an der ventralen Seite des Darmes, wo sie an vielen Schnitten ohne jede Grenze in das viscerale Coelomepithel übergehen. Das Mesenchym, welches den Darm am Orte der Pancreasanlage umgiebt, zeigt ein weit festeres Zellgefüge, als auf der vorigen Entwickelungsstufe, und die Zahl der Rundzellen ist hier viel grösser. Das viscerale Coelomepithel ist in grösserer Ausdehnung beiderseits von dem Mesenchym undeutlich abgegrenzt; seine Grenze wird in der Gegend der Anlage des Pancreas dorsale deutlicher, es besteht hier aus 3—4 Kernreihen, doch erscheint seine innere dem Mesenchym zugewandte Fläche uneben.

Embryo IV, 4 Tage $1^3/_4$ Stund alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke = 5 μ). Pancreas dorsale beiderseits bereits gut ausgeprägt. Mesenchym und viscerales Coelomepithel verhalten sich ähnlich wie bei Embryo III. Mesenterium dorsale des Magens in dorsoventraler Richtung stärker ausgezogen, als auf den vorigen Stufen. Das viscerale Coelomepithel der linken Fläche des Mesenterium dorsale des Magens und Duodenums gut abgegrenzt von dem Mesenchym und bildet in dieser Beziehung einen directen Gegensatz zu dem übrigen visceralen Coelomepithel. Das Pancreas dorsale wird an seiner dorsalen und theilweise auch an seiner lateralen Fläche umspült von einer Vene, welche das Blut aus dem umgebenden Mesenchym sammelt und der Vena omphalomesaraica zuführt. Das zwischen dieser kleinen Vene und dem visceralen Coelomepithel befindliche Mesenchym besteht vorwiegend aus verästelten Zellen und ist viel ärmer an Formelementen, als das Mesenchym um das Duodenum an den gleichen Schnitten. Nur ganz unmittelbar unter dem Coelomepithel häufen sich Rundzellen, theils einzeln zwischen jener verästelten Zellen, theils Gruppen von 3—5 bildend. Diese Anhäufung von Rundzellen lässt sich durch 36 Schnitte (180 μ) verfolgen, hauptsächlich in der Gegend des Pancreas dorsale; auf manchen Schnitten ist sie schwächer, auf anderen stärker ausgesprochen. Das viscerale Coelomepithel über dieser

Stelle erscheint dünner (1—2 Kernreihen), als an den übrigen Theilen der gleichen Durchschnitt (mit wenigstens 3 Reihen von Kernen) und ist gut von dem Mesenchym abgegrenzt, mit Ausnahme einiger Zellen, wo zwischen dem Epithel und den Rundzellen des Mesenchyms ein unmittelbarer Zusammenhang besteht. An einem der Schnitte ist sogar deutlich zu erkennen, wie aus dem Epithel eine Gruppe von mehreren Zellen in das Mesenchym hinein ausgeschieden wird (Fig. 7). Im visceralen Coelomepithel und den Mesenchymzellen des geschilderten Gebietes finden sich viele Mitosen; einige in der Theilung begriffene Mesenchymzellen liegen dicht unter dem Epithel.

Embryo V, 4 Tage $8^1/_2$ Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, 10 μ Schnittdicke). Um das Duodenum herum gruppiren sich grosse Massen dichtgedrängter Mesenchymzellen. In der Gegend des Pancreas dorsale, unmittelbar unter dem visceralen Coelomepithel der linken Fläche des Mesenterium dorsale erkennt man in einer Ausdehnung von ca. 15 Schnitten (= 150 μ) eine dichtere Anhäufung von Mesenchymzellen mit vorwiegend runder Form; sie bilden in 1—2 Reihen eine feine, aber langgezogene Schicht und zeigen auf Querschnitten die Gestalt eines etwa 0,2 mm langen Streifens (Fig. 12), welcher einerseits an das vorwiegend aus verästelten Zellen bestehende Mesenchym, andererseits an das viscerale Coelomepithel anstösst; letzteres besteht hier aus 1—2 Kernreihen (es ist annähernd halb so dünn, als das viscerale Coelomepithel über dem Duodenum und Pancras dorsale auf den gleichen Schnitten) und ist überall vom Mesenchym scharf abgegrenzt. Die Grenze zwischen Mesenchym und Epithel erscheint hier markirt durch eine feine, aber continuirliche, durch Bleu de Lyon blaugefärbte Linie. Die geschilderte Anhäufung von Rundzellen setzt sich cranialwärts an einer grossen Anzahl von Schnitten in das Mesenterium dorsale des Magens fort; sie bleibt dabei immer deutlich von dem Coelomepithel geschieden, unterscheidet sich hier jedoch weniger von dem tiefer liegenden Mesenchym, da in demselben die Rundzellen nach und nach an Zahl zunehmen. Das viscerale Coelomepithel über dem Pancreas dorsale und Magen ist grösstentheils nicht scharf von dem Mesenchym abgegrenzt; hin und wieder erkennt man sogar von dem-

selben sich ablösende ganze Zellgruppen, auf deren Kosten das Mesenchymgewebe an Masse zunimmt.

Embryo VI, 4 Tage 13½ Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Schnittdicke = 5 μ). In der Gegend des Pancreas dorsale erkennt man in einer Ausdehnung von 30 Schnitten (= 150 μ) an der gleichen Stelle, wie auf der vorigen Stufe, eine Verdichtung des Mesenchyms, welche auf Querschnitten ebenfalls die Gestalt eines Streifens darbietet. Letzterer erscheint hier jedoch kürzer (0,17 mm) und kaum merklich dicker, mit wenigstens 2 Kernreihen. Das Gebiet dieses Streifens ist, wie auf den bisherigen Stadien, von dem Pancreas dorsale durch einen Ast der Vena omphalomesenterica getrennt. Kleinere Venen finden sich auch in nächster Nachbarschaft der beschriebenen Mesenchymverdichtung vor. Cranialwärts setzt sich letztere allmählich in das Mesenchym des Magens fort, caudalwärts verläuft die in der dorsalen Wand der Vena omphalomesaraica. Das viscerale Coelomepithel erscheint von dem erwähnten Mesenchymstreifen scharf abgegrenzt und verläuft über letzterem in Form eines gleichmässigen Belages, ohne Bildung von Aus- oder Einstülpungen; es ist hier nicht dick (höchstens 2 Reihen von Kernen); bei der Betrachtung des visceralen Coelomepithels auf der linken Seite dieser Schnitte erkennt man, dass es in dorsoventraler Richtung sich successive verdickt, sodass seine Mächtigkeit über dem Darmkanale 3—4 Kernreihen erreicht.

Embryo VII, 4 Tage 21½ Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Schnittdicke = 5 μ). Im Niveau des Pancreas dorsale, sowie auf einigen Schnitten weiter cranial- und caudalwärts (im Ganzen in einer Ausdehnung von 30—40 Schnitten = 150—200 μ) findet sich genau an jener Stelle, wo auf den bisherigen Stadien die beschriebene streifenförmige Mesenchymverdichtung lag, eine noch ansehnlichere Gewebsverdichtung (Fig. 13), die jedoch auf Querschnitten nicht streifenförmig erscheint, sondern mehr in der Dickenrichtung entwickelt ist (2—3 Zellreihen). Diese Verdichtung ist nicht auf allen Schnitten gleich ausgeprägt; insbesondere kann bezüglich des cranialen Endes derselben bemerkt werden, dass die sogar auf nebeneinander liegenden Schnitten bald dichter, bald lockerer erscheint. Von dem Pancreas dorsale ist diese Gewebsverdich-

tung getrennt durch eine ansehnliche Menge gewöhnlichen (aus verästelten Zellen bestehenden), sehr gefässreichen Mesenchyms. Durch eine gewisse Anzahl von Schnitten verläuft längs dem Dorsalende des Pancreas dorsale der auf den vorigen Stadien geschilderte Ast der Vena omphalomesenterica. Es hat somit die erwähnte Mesenchymverdichtung, welche unzweifelhaft die primitivste Anlage der Milz darstellt, in ihrer ganzen Ausdehnung keinerlei unmittelbare Beziehungen zu dem Pancreas. Das caudale Ende der Milzanlage findet sich in der dorsalen Wand der Vena omphalomesenterica; ihr craniales Ende geht unmerklich in das Mesenchym des Mesenteriums dorsale des Magens über, welches vorwiegend aus Rundzellen besteht. Dicht neben der Milzanlage und sogar in letzterer selbst verlaufen kleine Blutgefässe. Das viscerale Coelomepithel über dem Caudalabschnitte der Milzanlage ist nicht stärker (2 Kernreihen), als über dem Pancreas dorsale auf den gleichen Schnitten. Die Grenze zwischen Coelomepithel und Mesenchym der Milzanlage tritt auf allen Schnitten deutlich hervor.

Embryo VIII, 4 Tage 15 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke = 5 μ). Anlage der Milz deutlich ausgesprochen in der Gegend des Pancreas dorsale, cranial- und caudalwärts im ganzen in einer Ausdehnung von 30—35 Schnitten (= 150—175 μ). Den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreicht sie genau im Niveau des Pancreas dorsale; sie stellt hier eine ziemlich ansehnliche Mesenchymanhäufung vor, welche bereits eine deutliche, auf der Seite des Mesenterium dorsale schärfer abgegrenzte Prominenz bedingt. Cranialwärts verstreicht diese Prominenz nach und nach und die mesenchymatöse Anlage der Milz confluirt mit dem Mesenchym des Mesenteriums dorsale des Magens. Caudalwärts setzt sich die Milzanlage in Form eines Höckers von immer kleiner werdender Grösse fort, welcher der dorsalen Wand der Vena omphalomesenterica aufruht und schliesslich ganz verschwindet, worauf die dorsale Wand der Vene so dünn wird, wie die laterale linke. Die Milzanlage ist von dem Pancreas dorsale geschieden durch ein aus verästelten Zellen bestehendes Mesenchym und durch einen Zweig der V. omphalomesenterica. Die runden Zellen, aus welchen hauptsächlich die Milzanlage sich aufbaut, weisen viele Mitosen auf. Das viscerale Coelomepithel über der Milzanlage ist sehr verdickt

(bis zu 4 Kernreihen); nicht minder dick ist es auch sonst auf der linken Seite, z. B. über dem Pancreas dorsale. Das die Milzanlage bekleidende Coelomepithel behält in ganzer Ausdehnung seine innere (dem Mesenchym zugewendete) Grenze bei; dort, wo die Milzanlage am besten ausgeprägt, wird das Coelomepithel von dem Mesenchym der Milzanlage durch einen breiteren Zwischenstreifen, als an anderen Orten, getrennt; an einigen Schnitten gelangen in diesem Streifen vereinzelte Rundzellen zur Beobachtung. Das dem caudalen Ende der Milzanlage auflagernde Coelomepithel wird nach innen hin durch eine sehr unregelmässige Grenzlinie abgegrenzt.

Embryo IX, 4 Tage 18 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke = 10 μ). Die Milzanlage in einer Ausdehnung von 30 Schnitten (= 300 μ) deutlich. Beziehungen derselben zum Pancreas dorsale und zu den Venen die nämlichen, wie auf den vorigen Entwickelungsstufen; das Gewebe der Milzanlage geht fast unmerklich in das darunterliegende Mesenchym über, welches auf dieser Stufe eine grosse Anzahl Rundzellen enthält (Fig. 14). In dem Mesenchym der Milz sehr zahlreiche Mitosen, wobei nicht selten unmittelbar unter dem Coelomepithel liegende Zellen im Zustande der Theilung sich befinden. Gleich zahlreiche Mitosen finden sich in dem visceralen Coelomepithel der ganzen linken Seite; das unmittelbar über der Milzanlage befindliche Coelomepithel bietet in dieser Beziehung keine auffallenden Besonderheiten dar. Die Aequatorialplatten in den sich theilenden Zellen des visceralen Coelomepithels stehen fast ausnahmslos senkrecht zur Epitheloberfläche. Das viscerale Coelomepithel der linken Seite ist auf Schnitten, welche die Milzanlage treffen, deutlich von dem Mesenchym geschieden, und zwar über der Milzanlage schärfer, als über dem Pancreas dorsale oder noch weiter ventralwärts. Das viscerale Coelomepithel erscheint fast auf der ganzen linken Seite gleichmässig verdickt (2—3 Reihen Kerne); das Maximum seiner Dicke erreicht es über dem Pancreas dorsale. Caudalwärts lässt sich die Milzanlage auf dieser Stufe noch weiter verfolgen in Gestalt einer Verdickung der dorsalen Wand der V. omphalomesenterica, dicht am Mesenterium dorsale. An diesen Schnitten ragt die Milzanlage bereits nirgends über das allgemeine Niveau des visceralen Coelomepithels hinaus und besteht aus wenigen runden Mesen-

chymzellen, welche eng an einander liegen und von einem aus einer einzigen Zellreihe bestehenden, scharf abgegrenzten Coelomepithel bedeckt sind.

Embryo X, 5 Tage 3 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Schnittdicke = 5 μ). Weiter vorgeschrittenes Stadium im Verhältnis zu den bisherigen. Die Milz besitzt auf Querschnitten bereits die Gestalt einer ansehnlichen Prominenz (maximale Höhe = 0,18 mm, maximale Breite an der Basis = 0,17 mm), welche in der Höhe des Pancreas dorsale am stärksten ist. Ihre abgerundete Spitze wendet die Prominenz gegen die Coelomhöhle, in dorsaler Richtung, vis à vis der linken Urniere. An der linken Seite des Mesenteriums dorsale duodeni gelegen ruht die Milz mit ihrer Basis auf dem Pancreas dorsale [1]) und auf der V. omphalomesenterica. An einigen Schnitten ist das Milzgewebe von dem Pancreas dorsale getrennt durch einen Zweig der V. omphalomesenterica, welcher sein Blut theilweise aus der Milz selbst bezieht (Fig. 19). Im ganzen erstreckt sich die Milzanlage durch 50—60 Schnitte (= 250—300 μ). Das Gewebe der Milz besteht vorwiegend aus dicht gelagerten Zellen mit rundem Kern und spärlichem Protoplasma; die Kerne sind deutlich, die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen jedoch schwer erkennbar; nur in der Nähe der Basis des Höckers, da wo das Milzgewebe unmerklich in das Pancreas dorsale und die V. omphalomesenterica umgebende Mesenchym übergeht, liegen die Zellkerne weniger dicht aneinander und lässt sich hier eine gewisse Anzahl Zellen mit feinen protoplasmatischen Fortsätzen, zwischen denen runde Zellen gelegen sind, wahrnehmen. Im ganzen erscheint das Milzgewebe in einem scharfen Gegensatze beispielweise zu dem Mesenchym des Mesenterium dorsale der entsprechenden Schnittreihe, welches fast ausschliesslich aus verästelten Elementen sich aufbaut; noch mehr unterscheidet sich das Milzgewebe von dem das Gehirn umgebenden Mesenchym, in welchem die Zwischensubstanz nahezu über das Zellgewebe überwiegt. Sehr ähnlich hingegen erscheint das Milzgewebe dem den Darmkanal umgebenden Mesenchym, welches ebenfalls reich ist an Rundzellen; in beiden ist ausserdem der Reichthum an karyokinetischen Figuren nahezu gleich

1) Die beiden Pancreas ventr. sind als gesonderte Anlagen deutlich.

gross. Das Gewebe des Pancreas dorsale ist von ganz anderer Art, als das dieses Organ umgebende Mesenchym überhaupt und das Milzgewebe im Besonderen; es besteht aus Drüsenröhrchen, seine Zellen sind mit einer gewissen Regelmässigkeit angeordnet, das Protoplasma färbt sich in Bleu de Lyon lebhafter, die Kerne sind etwas grösser als diejenigen des Mesenchyms. Die Milz ist sehr gut vascularisirt. Das die Milz bekleidende viscerale Coelomepithel hat Aehnlichkeit mit dem sonstigen Epithel der linken Seite der nämlichen Schnitte: es besteht aus 2—3 Reihen dichtgedrängter Kerne, ohne erkennbare Zellgrenzen; seine grösste Dicke erreicht das Epithel über dem Pancreas dorsale (an einigen Schnitten besteht es aus 4 und sogar aus 5 Reihen von Kernen). Ueberall in dem Coelomepithel finden sich viele Mitosen, wobei die Aequatorialplatte einiger Zellen parallel zur Oberfläche des Coelomepithels gerichtet ist. Von dem Mesenchym der Milzanlage erscheint das Coelomepithel fast in ganzer Ausdehnung durch eine schmale Demarkationslinie gut geschieden; doch giebt es Stellen (grösstentheils an der Spitze des Milzhöckers), wo Coelomepithel und Mesenchym schwer von einander abgrenzbar sind. Auf Fig. 21 ist eine Zellgruppe dargestellt, welche gewissermaassen im Begriffe steht, sich von dem Epithel abzuschnüren und in das Gewebe der Milz überzugehen. Auf jeden Fall zeigt das Coelomepithel über dem Pancreas öfter und instructivere Bilder solchen Ueberganges von Zellen in das Mesenchym (Fig. 20). Bei dem Uebergange von der linken auf die ventrale Seite wird das viscerale Coelomepithel der gleichen Schnitte nach und nach dünner und bildet am Mesenterium ventrale nur noch eine einzige Reihe platter Zellen, wie dies auch auf der ganzen rechten Oberfläche und am Mesenterium dorsale der Fall ist. Was das Coelomepithel anderer Gegenden betrifft, so lässt sich das den Magen bedeckende Epithel in keiner Weise von dem vorwiegend aus Rundzellen bestehenden Mesenchym abgrenzen. Das der dorsalen Fläche des Caudalendes der Lunge aufliegende viscerale Coelomepithel ist sehr verdickt (3—4 Reihen Kerne) und zeigt neben zahlreichen Kerntheilungsfiguren an ausserordentlich eclatanten Beispielen die Entstehung runder Mesenchymzellen, wobei manchmal ganze Zellgruppen zur Abschnürung gelangen (Fig. 18); das darunter liegende Mesenchym besteht fast ausschliesslich aus Rundzellen. Speiseröhre und Lungen

erscheinen in ganzer Ausdehnung umgeben von einer grossen Menge runder Mesenchymzellen, welche in nächster Nähe des Entoderms am dichtesten gelagert sind.

E m b r y o XI, 6 Tage 14 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Schnittdicke = 10 μ). Pancreas dorsale und ventrale bereits mit einander verbunden. Die Milz gegenüber dem vorigen Stadium noch weiter in der Entwickelung vorgeschritten; ihre topographischen Beziehungen die nämlichen, nur ist die Spitze des Höckers direct gegen die linke Geschlechtsdrüse gewandt. Die Milz erstreckt sich in einer Ausdehnung von 35 Schnitten (= 350 μ); an der überwiegenden Mehrzahl derselben sitzt sie mit ihrer Basis auf dem Pancreas, wobei das Gewebe der Milz von letzterem durch eine deutlich ausgesprochene Zwischenschicht indifferenten Mesenchymgewebes geschieden ist. Die Milz ist durchsetzt von zahlreichen Blutgefässen. Das die Milz bekleidende viscerale Coelomepithel besteht bereits in grösserer Ausdehnung aus nur einer Reihe von Zellen, welche von darunterliegendem Mesenchym sich auffallend unterscheiden; nur dort, wo das Epithel von der Milz sich auf das Mesenterium dorsale hinüber schlägt, erscheint es etwas höher und lässt auf einigen Schnitten Erscheinungen von Einstülpung in das Mesenchym hervortreten.

Auf Grundlage der Untersuchung der im Vorstehenden geschilderten und anderer von mir beobachteter Entwicklungsstufen komme ich zu dem Schlusse, dass die Milz bei der Ente in der Mitte des 5. Bruttages zur Entwickelung gelangt, und zwar lassen sich ihre ersten Spuren mit einigen individuellen Schwankungen bald früher, bald später wahrnehmen. Auf jeden Fall ist auf dieser Stufe nicht nur das Pancreas dorsale, sondern auch die beiden ventralen Pancreasanlagen vorhanden. Entwickelungsstätte der Milz ist das Mesenterium dorsale duodeni im Niveau des Pancreas dorsale. Auf ihrer allerfrühesten Entwickelungsstufe besteht die Milz aus wenigen runden Mesenchymzellen, welche unmittelbar unter dem visceralen Coelomepithel der linken Oberfläche des Mesenteriums sich vorfinden. In der Folge wächst die Anzahl dieser Zellen, es bildet sich eine Mesenchymverdichtung, welche nach und nach immer mehr an Ausdehnung gewinnt. Im Beginne, wo die Zellen der Milzanlage nur erst 1—2 Reihen bilden, verläuft das viscerale Coelomepithel über derselben als

völlig gleichmässiger Belag, späterhin jedoch, infolge Zunahme des Umfanges der Milzanlage, erhebt sich das Epithel über derselben und erhält die Gestalt eines in die Länge gezogenen (parallel zur Längsachse des Embryos gerichteten) Höckers, welcher allmählich in die Peritonealhöhle hineinwächst, mit seiner Basis der linken Fläche des Mesenteriums dorsale duodeni aufruhend. Das Milzgewebe besteht auf diesen Stufen aus einer kleinen Anzahl verästelter Zellen, zwischen denen eine Masse von Rundzellen eingelagert ist; letztere unterscheiden sich äusserlich in nichts von ebensolchen Zellen des Mesenchyms, wie sie in grosser Anzahl um die Anlage der Lungen, unmittelbar unter dem Entoderm und überhaupt in der Wand des Darmkanales angetroffen werden. In der Milzanlage treten schon sehr frühzeitig Blutgefässe auf. Das Pancreas dorsale bleibt dauernd von der Milz durch eine Lage indifferenten Mesenchymgewebes geschieden, in welchem verästelte Elemente überwiegen. Das die Milzanlage bedeckende viscerale Coelomepithel unterscheidet sich auf frühen Entwickelungsstufen von dem übrigen visceralen Coelomepithel der linken Seite der entsprechenden Schnitte gar nicht: es zeigt viele Mitosen, enthält 2—3 Reihen Kerne, ist fast immer gegen das Mesenchym gut abgegrenzt, die Zellemigration ist in demselben weniger hervortretend, als an anderen Orten (z. B. um den Magen oder um die Lungen). Im weiteren Verlaufe erhält sich die Verdickung des Coelomepithels über der Milz etwas länger, als über dem Pancreas oder über dem Darm.

Gallus domesticus.

Embryo I, 2 Tage 2 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke = 10 μ). Leber und Lungen noch nicht angelegt. Im vorderen Theil des embryonalen Körpers, besonders um das Gehirn herum, das Mesenchym bereits stark entwickelt. Das viscerale Coelomepithel, welches dem Darm in der Nähe seines Ueberganges in den Dottergang anlagert, ist hier und weiter cranialwärts auf beiden Seiten sehr stark verdickt (bis zu 6 Reihen von Kernen); zwischen ihm und dem Entoderm ist fast kein Mesenchym vorhanden. Die innere (zum Entoderm gewandte) Grenze des Coelomepithels ist grösstentheils scharf begrenzt, mit Ausnahme weniger Stellen, wo seine Zellen

aus dem epithelialen Verbande ausscheiden und so zur Grundlage des Mesenchymes werden.

Embryo II, 2 Tage 14 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke = 10 μ). Beide Lungen und Leber bereits angelegt. Die ersten Spuren des Pancreas dorsale erscheinen als umschriebene Verdickung der dorsalen Wand des Duodenum, welche Verdickung von einem Aste der V. omphalo mesenterica umgeben wird. Mesenchym bereits überall entwickelt; um das Gehirn herum besteht es aus locker gelagerten Zellen mit Fortsätzen; um den Darm ist das Mesenchymgewebe dichter und beherbergt viele Rundzellen. Das viscerale Coelomepithel gegen das Mesenchym hin grösstentheils unscharf begrenzt; dort, wo seine innere Grenze zu Tage tritt, erreicht es manchmal (z. B. an der Umschlagsstelle vom Mesenterium ventrale auf den Darm auf Schnitten cranialwärts von der Leberanlage) sehr beträchtliche Dicke (bis zu 5 Kernreihen). Ueberall sieht man Mesenchym aus dem visceralen Coelomepithel hervorgehen, indem einzelne Zellen oder auch ganze Zellgruppen sich von letzterem abschnüren. Solche Erscheinungen sind auch im Gebiete des Pancreas dorsale zu beobachten; das viscerale Coelomepithel der linken Seite besteht hier aus 3—4 Reihen von Kernen, unmittelbar unter ihm liegen haufenweise runde Mesenchymzellen, welche hier und da direkt in Zellen der tieferen Schichten des Coelomepithels übergehen. Näher zum Darme und zur Anlage des Pancreas dorsale findet sich Mesenchym mit zahlreichen sternförmigen Zellen.

Embryo III. 3 Tage 16 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Schnittdicke = 5 μ). Pancreas ventrale bereits angelegt. Darmkanal cranialwärts von der Abzweigungsstelle des Ductus hepaticus umgeben von einer reichlichen Menge Mesenchym aus dichtgedrängten, vorwiegend runden Zellen. Das verdickte viscerale Coelomepithel nur ausnahmsweise von dem Mesenchym scharf abgegrenzt, bildet grösstentheils mit dieser eine zusammenhängende Zellmasse. Auf Schnitten, wo der Ductus hepaticus vom Darme sich abzweigt, besteht das die dorsale Seite des Darmes umgebende Mesenchym vorwiegend aus verästelten Zellen und führt zahlreiche eingelagerte Blutgefässe; gleichzeitig wird das viscerale Coelomepithel der linken Seite, insbesondere in der Nähe des Mesenterium dorsale, gegen das

Mesenchym deutlicher abgrenzbar. Weiter caudalwärts treten diese Erscheinungen immer mehr und mehr hervor; im Niveau des Pancreas dorsale gehen die erwähnten Gefässe in einen starken Ast der Vena omphalomesenterica über, welche dorsal vom Pancreas dorsale dahinzieht. Das Mesenchym in der Umgebung des Pancreas dorsale, sowie jenes auf der anderen Seite (dorsal) des erwähnten Astes der Vena omphalomesenterica, zwischen dieser und dem visceralen Coelomepithel der linken Seite, besteht fast ausschliesslich aus locker aneinandergelagerten sternförmigen Zellen. Das viscerale Coelomepithel erscheint an dieser Stelle (unweit des Mesenterium dorsale) von dem Mesenchym gut abgegrenzt und besteht aus 3—4 Reihen von Kernen; weiterhin, in der Richtung gegen das Mesenterium ventrale, confluirt das viscerale Coelomepithel der linken Seite auf den nämlichen Schnitten mit dem Mesenchym. Auf Schnitten caudalwärts vom Pancreas dorsale ist das Coelomepithel fast der ganzen linken Seite von dem Mesenchym gut trennbar.

Embryo IV. 3 Tage 21 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Hämatoxylin-Eisen nach M. Heidenhain. Schnittdicke = 10 μ). Entoderm des Magens umgeben von einer dichten Masse Rundzellen, in welchem Coelomepithel und Mesenchym von einander nicht unterscheidbar sind. Um das Pancreas dorsale erscheint das Mesenchym weniger dicht und setzt sich hauptsächlich aus verästelten Zellen zusammen. Auf einigen Querschnitten durch das Pancreas dorsale erkennt man unter dem visceralen Coelomepithel der linken Seite an der Stelle, wo dieses vom Mesenterium dorsale auf das Pancreas dorsale übergeht, eine Verdichtung des Mesenchymgewebes (Fig. 10); mehr oder weniger deutlich ausgesprochen ist dieselbe auf 8—10 Schnitten (= 80—100 μ) und besteht aus einer kleinen Anzahl von Zellen, welche meist einen runden Kern, gewöhnlich mit zwei Kernkörperchen, und sehr wenig Protoplasma aufweisen; ausser runden enthält die geschilderte Verdichtung auch verästelte Zellen. An einigen Zellen der Verdichtung erkennt man Mitosen. Im ganzen unterscheidet sich diese Gewebeverdichtung, welche eine sehr frühe Stufe der Milzentwickelung darstellt, wenig von dem tiefer liegenden Mesenchym, in welches sie denn auch völlig unmerklich übergeht. Die Milzanlage bildet eine sehr schwache, abgerundete Prominenz in die Coelomhöhle hinein, welche Prominenz

das sie bedeckende Coelomepithel wiederholt. Letzteres besteht an dieser Stelle zumeist aus 2 Kernreihen, die Grenze zwischen demselben und der Milzanlage ist auf allen Schnitten (mit 1—2 Ausnahmen) völlig deutlich erkennbar; die innere dem Mesenchym zugewandte Fläche des Epithels ist sehr häufig uneben, wie Querschnitte erkennen lassen (Fig. 10). Bei Vergleichung des Coelomepithels über der Milzanlage mit dem übrigen visceralen Coelomepithel der linken Seite der gleichen Schnitte erweist sich das Coelomepithel über dem Pancreas weit dicker (3—4 Reihen Kerne) und weniger scharf von dem Mesenchym abgegrenzt (Fig. 6); noch mehr ventralwärts (über dem Duodenum) fliesst das Coelomepithel bereits ganz mit dem Mesenchym zusammen.

Embryo V, 3 Tage und 15 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin-Bleu de Lyon, Schnittdicke = 5 μ). Um Speiseröhre und Lungen bereits zahlreiche runde Mesenchymzellen, welche sich hauptsächlich unmittelbar unter dem Entoderm häufen. Das Mesenchym um Magen und Pancreas dorsale zeigt die gleichen Eigenthümlichkeiten, wie auf den vorhergehenden Stufen. In der Höhe des Pancreas dorsale, cranial- und caudalwärts in einer Ausdehnung von 50—60 Schnitten (= 250—300 μ) ist die Anlage der Milz auf der nämlichen Stelle des Mesenterium dorsale, wie auf der vorigen Stufe, nur in stärkerer Ausprägung zu erkennen. Man sieht hier bereits einen deutlichen Höcker von abgerundeten Contouren genau vis à vis der linken Urniere gelegen und aus einem Mesenchym bestehend, welches in seinen tieferen Schichten vorwiegend verästelte, weit auseinanderliegende, in den oberflächlichen dagegen runde Zellen aufweist (Fig. 17); letztere drängen sich eng an einander und an das sie bekleidende viscerale Coelomepithel. Diese Mesenchymverdichtung ist bald stärker, bald schwächer ausgesprochen und geht im ganzen sehr allmählich in das gewöhnliche Mesenchym über, doch ist sie durch eine grosse Masse dieses letzteren Gewebes und durch starke Venen von dem Pancreas dorsale geschieden. Das viscerale Coelomepithel erscheint an Schnitten durch die Milzanlage nahezu entsprechend der gesammten linken Oberfläche gleichmässig verdickt. Im besonderen erreicht das Coelomepithel seine grösste Höhe (2—3 Reihen Kerne) etwa entsprechend der Mitte der linken Seite über der Vereinigungsstelle des Pancreas dorsale mit dem Duodenum; von hier weiter ventralwärts ist das Coelom-

epithel schwach abgegrenzt von dem Mesenchym und fliesst hin und wieder vollständig mit letzterem zusammen. Dorsalwärts von der erwähnten Stelle enthält das Coelomepithel 1—2 Reihen Kerne und ist gegen das Mesenchym scharf begrenzt. Endlich, wo es auf die Milzanlage übergeht, bewahrt das Coelomepithel die gleiche Dicke, doch ist die Grenze zwischen ihm und dem Mesenchym hier nicht überall gleich scharf markirt; an der Mehrzahl der Schnitte ist sie sehr deutlich erkennbar; auf anderen, zwischen jenen gelegenen Schnitten geht sie nahezu verloren, und es giebt Stellen, wo die Zellen des Mesenchyms und des Coelomepithels von einander nicht unterschieden werden können (Fig. 17 *x*); besonders oft gelangt dies zur Beobachtung auf dem dem Mesenterium dorsale zunächst gelegenen Theile des Milzhöckers. Auf caudalwärts gelegenen Schnitten sind Coelomepithel und Milzanlage im ganzen schwerer von einander abgrenzbar. Das viscerale Coelomepithel der linken Seite zeigt überall — so auch über der Milz — zahlreiche Mitosen, an welchen auch das Mesenchym der Milzanlage reich ist.

Embryo VI, 3 Tage 22 Stunden alt (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Schnittdicke = 5 μ). Die Milzanlage in einer Ausdehnung von 70 Schnitten (= 350 μ) deutlich, ihre Lage die gleiche wie auf der vorigen Stufe, jedoch ist bereits ein Fortschritt in der Entwickelung wahrnehmbar. Die Milz erzeugt bereits eine ansehnliche Ausstülpung in der Richtung zur Coelomhöhle, welche Ausstülpung im Querschnitte die Gestalt eines abgerundeten Höckers darbietet, der weiter cranialwärts mit seiner Basis auf dem Pancreas dorsale (Fig. 1 im Text), caudalwärts auf der dorsalen Wand der V. omphalomesenterica ruht (Fig. 2 im Text). Die Milzanlage ist am umfangreichsten in ihrem mittleren Theile; cranialwärts flacht sie sich allmählich ab, und ihr Gewebe geht ganz unmerklich in das Mesenchym des Mesenterium dorsale duodeni über; caudalwärts gestaltet sich die Milzanlage zu einem immer kleiner werdenden Anhängsel der dorsalen Venenwand, unmittelbar neben dem Mesenterium dorsale. Die Milzanlage besteht aus verdichtetem Mesenchym; darin finden sich stärkere Blutgefässe, zum Theile unmittelbar unter dem Coelomepithel, ohne jedoch in letzteres einzudringen. Das die Milz bekleidende Coelomepithel weist, wie überhaupt auf der ganzen linken Seite der ensprechenden Durchschnitte eine be-

trächtliche Dicke auf (3—4 Reihen Kerne); nur über dem caudalen Ende der Milz besteht das Coelomepithel aus 1—2 Reihen von Kernen, und das viscerale Coelomepithel, welches auf diesen Schnitten die V. omphalomesenterica umgiebt, ist völlig verdünnt.

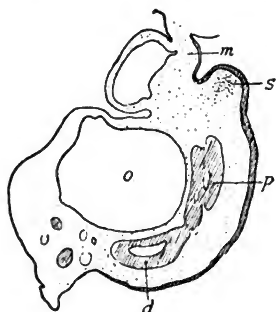


Fig. 1.

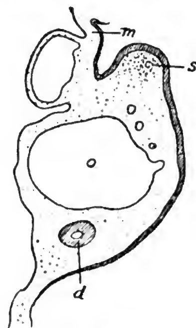


Fig. 2.

d = Duodenus, *m* = Mesenterium dorsale, *o* = Vena ophalomesenterica, *p* = Pancreas dorsale, *S* = Milzanlage.

Was die Grenze zwischen Coelomepithel und Mesenchym der Milz betrifft, so ist dieselbe auf der Mehrzahl der Schnitte gut ausgeprägt, meistentheils sogar sehr auffallend und zeigt gleichzeitig die Gestalt einer unregelmässigen Linie. An manchen Stellen verdünnt sich das Coelomepithel plötzlich, an anderen liegen vereinzelte Mesenchymzellen dem Coelomepithel sehr dicht an. Undeutlich wie auf der vorigen Stufe ist die Grenze zwischen Coelomepithel und Mesenchym an der Uebergangsstelle von der Milz auf das Mesenterium dorsale; die gleiche Erscheinung ist auch an der ventralen Seite, über dem Duodenum zu beobachten.

Ich beschränke mich auf die Beschreibung weniger Stadien, da sich bereits nach Grundlage derselben der Schluss gewinnen lässt, dass die Entwickelung der Milz beim Huhn in allen wesentlichen Punkten ganz so vollzieht, wie bei der Ente: gewöhnlich gelangt die Milz schon in der zweiten Hälfte des 4. Bruttages zur Anlage in Gestalt einer an der nämlichen Stelle liegenden Mesenchymverdichtung und wird auch hier von dem Pancreas dorsale durch eine Schicht indifferenten Mesenchymgewebes geschieden. Zu bemerken ist nur das Eine, dass beim Huhn das

Coelomepithel im ganzen weniger scharf von der Milzanlage abgegrenzt ist, als bei der Ente. Ausserdem erreicht der von der Milz gebildete Höcker beim Huhn schon relativ frühzeitig, wo die Mesenchymverdichtung noch wenig ausgesprochen, beträchtliche Dimensionen. Was den weiteren Entwickelungsgang der Milz betrifft, so lassen sich keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem gleichen Vorgange bei der Ente namhaft machen: in dem Maasse, wie die Milzanlage an Umfang gewinnt und immer weiter in die Coelomhöhle hineinragt, verdünnt sich nach und nach das die Milzanlage bekleidende Coelomepithel (dies beginnt schon am Ende des fünften Tages).

Ueber die Entwickelung der Milz bei den Vögeln handeln die beiden Arbeiten von Woit[1]) und Choronschitzki[2]), auf welche ich hier etwas näher eingehen muss. Woit beschreibt besonders genau die Entwickelungsverhältnisse der Milz bei Passer domest. Bei einem Embryo von etwa 110 Stunden fand er die Milz als einen länglichen, in die dorsale Leibeshöhle hineinragenden Wulst. Die Milzanlage stösst sehr dicht an das Pancreas dorsale, und beide Anlagen lassen sich von einander nur dadurch unterscheiden, dass die Pancreasanlage drüsige Elemente enthält, die vom Duodenum stammen und auf dem Querschnitte als Schläuche sich darstellen, während an der Milzanlage solche fehlen; letztere repräsentirt nur eine stärkere Anhäufung der Zellen. Bei einem zweiten jüngeren Embryo (nach Woit entsprechend einem Hühnchen zwischen der 140.—144. Stunde der Bebrütung) ist die Milzanlage weniger vorgeschritten und unterscheidet sich überhaupt undeutlich von dem umgebenden mesenterialen Gewebe. Das Gewebe des distalen Theiles der Milzanlage geht auf die mediale Seite der dorsalen Pancreasanlage über und „es ist kein Unterschied, auch keine Grenze zwischen den Zellen der Milzanlage und dem Gewebe, welches den endothelialen[3]) Theil der letzteren einschliesst, zu erkennen". Bei einem Embryo von 70 Stunden mit eben angelegtem Pancreas ventrale ist eine so deutliche Milzanlage, wie auf den vorhergehenden Stadien, nicht vorhanden. „Das ganze Mesenterialgewebe, das den Darm mit seinen Anhangsgebilden und der Vena omphalomesenterica umschliesst, be-

1) a. a. O. S. 173.

2) a. a. O. S. 131.

3) Soll wahrscheinlich heissen: „epithelialen".

steht aus sternförmigen Zellen, die mit einander anastomosiren. An der linken Seite des Mesenteriums besteht das viscerale Coelomepithel aus cylindrischen Zellen, die besonders in dem dorsalen Abschnitte deutlich erkennbar sind. Ventralwärts flacht es sich ab, ist stellenweise von dem darunterliegenden Gewebe kaum zu unterscheiden und gleicht weiterhin auf der rechten Seite dem niedrigen Epithel, welches die ganze Leibeshöhle ausbildet. An der dorsalen linken Seite der Mesenterialmasse ragt das Epithel etwas hervor, und das unter dieser Hervorragung befindliche Gewebe zeigt eine stärkere Anhäufung von den bereits genannten sternförmigen Zellen, aus denen das ganze Mesenterium besteht. Von der Umgebung unterscheidet sich diese Verdichtung besonders dadurch, dass erstere hier eine viel grobmaschigere Struktur hat. Die dorsale Pancreasanlage reicht nicht bis an die Zellenanhäufung heran." Bei einem Embryo von 72 Stunden „sieht man zwischen der V. omphalomesenterica und dem linken Mesenterialepithel einerseits, dem dorsalen Ende der dorsalen Pancreasausstülpung und der Uebergangsstelle des Mesenterialcomplexes in das Mesenterium andererseits auf einigen Querschnitten eine Zellenanhäufung, die das Mesenterialepithel ein wenig nach links und dorsal vorgebuchtet hat". Bei einem Embryo von 80—90 Stunden ist diese Zellenanhäufung bereits deutlicher ausgesprochen und Woit hält dieselbe für die allerjüngste Milzanlage.

So weit Woit und seine thatsächlichen Befunde. Ich führe hier den wichtigsten Theil der letzteren wörtlich an, um darzuthun, dass sie im wesentlichen mit meinen Beobachtungen übereinstimmen, denn Woit beschreibt die allererste Milzanlage als Anhäufung von Mesenchymzellen an einer bestimmten Stelle des Mesenterium dorsale. Gleich darauf berichtet Woit aber weiter wie folgt: „Vom dorsalwärts gerichteten Ende des dorsalen pancreatischen Ganges werden durch intensivere Wachsthumsvorgänge Zellencomplexe in das mesenchymatöse Gewebe hineingeschoben. Aus diesen gehen in späteren Stadien die Alveolen hervor. Der Vorgang beginnt früh, schon am Passer domest. von 65 Stunden. Man sieht ihn desgleichen an dem Stadium von 72 Stunden und den älteren. Einzelne dieser Zellencomplexe findet man in der Gegend der späteren Milzanlage. Mit zunehmendem Alter vermehrt sich die Zahl der aus dem Entoderm

stammenden cellulären Gebilde. In dem Stadium, wo am Passer domest. eine Milzanlage deutlich ist, erstreckt sich das Gewebe der letzteren bis an die dorsale Pancreasanlage. Durch die grösseren rundlichen Zellkerne und durch dichtere Anhäufung der Elemente unterscheidet sich das Gewebe der entodermatischen Pancreasanlagen von dem um die V. omphalomesenterica herum gelegenen Mesenchym; letzteres hat sein charakteristisches Reticulum. Im weiteren Verlaufe werden nun, wie mir scheint[1]), entodermale Zellencomplexe vom Mesenchym umwachsen und dadurch von einander getrennt[2]). Erstere verlieren dabei ihre ursprüngliche Form und ihr Aussehen und sind dann von dem Mesenchym schwer zu unterscheiden; nur eine von der Umgebung ein wenig abweichende Anordnung ihrer Elemente deutet auf sie hin. Eine dieser ganz ähnliche Anordnung sieht man in diesem Stadium auch an der Milzanlage, welche distal in die dorsale Pancreasanlage aufgeht. Ich halte diese zelligen Anhäufungen in der Milzanlage, welche sich von ihrem übrigen Gewebe in der Anordnung der Elemente unterscheiden, für Abkömmlinge der ursprünglich aus dem dorsalen pancreatischen Gange stammenden Zellencomplexe entodermalen Ursprungs. Von ihrem Mutterboden wurden sie durch das Mesenchym, welches zwischen sie hineinwucherte, getrennt, durch weitere Wachsthumsvorgänge fortgerückt und in die Milzanlage aufgenommen. Dabei büssten sie ihren Charakter als epitheliale Gebilde ein, sie erlitten inmitten der mesenchymatösen Elemente eine Umänderung, welche ihre ursprüngliche Herkunft nicht ohne weiteres erkennen lässt .... Es liegt nun nahe zu vermuthen[1]), dass auch die erste Milzanlage, die ich als eine Gewebeverdichtung im Mesenterialgewebe geschildert habe, durch Verschiebung und vielleicht Auswanderung entodermaler Elemente der dorsalen Pancreasanlage entstünde, also Maurer's Hypothese auch hier zu verwerthen. Ich

1) Ich hebe diese und einige andere Stellen weiter unten durch Sperrdruck hervor. Vf.

2) Hierzu bemerkt Prof. Barfurth, unter dessen Leitung Woit's Untersuchungen ausgeführt wurden: „Es liegt doch wohl die Möglichkeit vor, dass diese Complexe im Zusammenhange mit dem Mutterboden (Pancreas) stehen und bleiben, wie es Tomarkin für die Follikel und Krypten im Darme nachwies. Hier sind noch weitere Untersuchungen nöthig."

habe aber keine Beobachtungen zur Stütze dieser Ansicht vorzubringen und muss die Entscheidung weiteren Untersuchungen überlassen." Woit kommt also in unerwarteter Weise, z. Th. auf dem Wege der Vermuthung, zu der Annahme, bei der Entwickelung der Milz spiele das Pancreas dorsale eine sehr wichtige Rolle.

Weitere Untersuchungen Woit's betreffen Columba domest. Er beschreibt davon zwei Embryonen. Bei einem Embryo von 124 Stunden erscheint die Milz bereits in der Gestalt eines ansehnlichen Wulstes. Die dorsale Pancreasanlage, die bereits an die ventrale heranreicht, erstreckt sich bis zur Milzanlage. Der zweite, 96 stündige Embryo entspricht dem jüngsten Entwickelungsstadium der Milz, welches Woit bei der Taube beobachten konnte. „Die Milzanlage liegt zum Theil in dem Gewebe des Mesogastriums, zum Theil ragt sie als ein kleiner Wulst über sein Niveau hervor. Sie stellt eine Gewebsverdichtung vor, über welche das Pleuroperitonealepithel hinwegzieht. Gegen das dorsale Ende nimmt die Anlage an Breite zu und erstreckt sich als ein Keil, dessen Basis der Wirbelsäule zugekehrt ist, gegen das Duodenum. In dieser keilförmigen Gewebsmasse trifft man die Pancreasanlage an. Zuerst treten vereinzelte kleinere Zellencomplexe auf, die weiter caudalwärts an Grösse zunehmen und zum Theil confluiren. Von dem Mesenchym, in welchem sie liegen, sind sie nur undeutlich abgegrenzt." Zur Erlangung überzeugender Befunde färbte Woit einige Serien mit Hämatoxylin Eosin anstatt, wie sonst, mit Cochenille-Alaun: es ergab sich dabei, dass die in das Mesenchym vorgeschobenen, vom Pancreas stammenden Zellenhäufchen meist deutlich von den Mesenchymzellen sich abheben. Woit kommt zu demselben Schlusse, die Milz sei auch bei der Taube ein Organ mesenchymatösen Ursprunges mit vereinzelten entodermalen Zellen, die aus der dorsalen Pancreasanlage abstammen.

Schliesslich wendet sich Woit zum Hühnchen, wobei er nur einen einzigen Embryo von 123 Stunden genauer beschreibt. Die Milzanlage ist bereits beträchtlich vorgeschritten und hat auf Querschnitten die Gestalt eines Kegels mit abgerundeter Spitze, welche gegen die dorsale Leibeshöhlenwand gerichtet ist. Die Milzanlage ist mit cylindsischem Epithel bedeckt, das auf linke Seite der Mesenterialmasse übergeht. Schliesslich sei noch

Woit's Schilderung der Milzstructur, der am meisten bezeichnende Theil dieser Arbeit, hier vollständig wiedergegeben. „Das Gewebe der Milz in diesem Stadium", schreibt Woit, „ist nicht gleichartig, es zeigt hellere und dunklere Stellen, die sich durch verschiedene Färbung auszeichnen. Die dunkleren Stellen entsprechen einer dichteren Anhäufung von Gewebselementen. Zwischen der Milz und der dorsalen Pancreasanlage ist das Gewebe von gleichartiger Structur und weniger dicht. Die dorsale Pancreasanlage ist in diesem Stadium keine einheitliche Duodenalausstülpung mehr. Diese hat nämlich nach allen Seiten hin Sprossen getrieben, die man auf den Querschnitten sieht. In einigen bemerkt man auch ein Lumen. Solche Pancreastubuli kann man bis an die Milzanlage verfolgen. Die dunkleren Parthieen der Milzanlage und die Sprossen der Pancreasanlage zeigen auf manchen Querschnitten eine gewisse Uebereinstimmung. Vergleicht man sie mit einander, so zeigen beide das gleiche Verhalten gegenüber der Umgebung; in gleicher Art werden beide stellenweise von den Gefässräumen umschlossen; ihre Elemente gleichen sich in Bezug auf die Grösse und auch darin, dass sie sich intensiv gefärbt haben. Das Epithel, dass die Milz überkleidet, ist ein cylindrisches." Das erste Auftreten der Milz beobachtete Woit beim Hühnchen von 115 Stunden; sie ragt hier aus der Mesenterialmasse dorsal hervor[1]) und erstreckt sich zum Theil auf das Mesogastrium. Bildung von Pancreasdivertikeln findet Woit bereits beim 92 stündigen Hühnchen, deutlicher bei solchen von 100 und 108 Stunden. Als ganz besonders beachtenswerth beschreibt Woit eine Serie von einem 100 Stunden alten Hühnchen, „bei welchem eine Milzanlage nicht vorhanden ist, Zellencomplexe aus der Pancreasanlage jedoch an dem Orte ihres späteren Auftretens vorzufinden sind."

Ich muss nun der von Woit vertretenen Annahme einer Betheiligung des Pancreas dorsale an der Entwickelung der Milz beim Hühnchen auf Grundlage meiner eigenen Beobachtungen mit aller Entschiedenheit entgegentreten. Ebensowenig Wahrscheinlichkeit besitzt diese Annahme mit Bezug auf Columba domest. und Passer domest.; zumal Woit selbst bei letzterem

---

1) entspricht also bereits nicht mehr der allerfrühesten Milzanlage.

Geschöpfe eine Frühstufe der Milz in Gestalt einer Mesenchymverdichtung beschreibt. Dass vom Pancreas dorsale Sprossungen in das Gewebe der sich entwickelnden Milz hinein sich begeben, habe ich an keinem meiner Präparate zu sehen vermocht. Ich kann auch nicht bestätigen, dass entodermale Zellcomplexe, von Mesenchym umwachsen, einander entfremdet und von der Milz gewissermaassen assimilirt würden. Zwar treten auf Tangentialschnitten durch das Pancreas häufig Bilder auf, die zu ähnlichen Schlüssen Anlass geben könnten; jedoch lässt die Durchsicht der ganzen Serie stets erkennen, dass jene Drüsenröhrchen sich in Wirklichkeit unter einander und mit dem Pancreaskörper in Verbindungen befinden. Zudem wird das Pancreas dorsale, wie ich dies im Vorstehenden bereits mehrfach betont habe, von der Milz stets getrennt durch eine deutlich ausgesprochene Schicht indifferenten Mesenchyms und durch Blutgefässe, und gerade im Beginne ihrer Entwickelung liegt die Milz verhältnissmässig am weitesten von dem Pancreas dorsale entfernt. Das Pancreas dorsale besitzt zu allen Zeiten seiner Entwickelung, die frühesten Stufen nicht ausgenommen, mit seinen sämmtlichen Verzweigungen den ausgesprochenen Charakter typischen Epithelgewebes, welches sich von dem umgebenden Mesenchym gut unterscheiden lässt. In der in der Entwickelung begriffenen Milz kommen keine derartigen Gebilde vor, welche „eine gewisse Uebereinstimmung“ mit Pancreasgewebe darbieten würden.

Ich erachte demgemäss die Schlussfolgerungen Woit's als völlig irrig und den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechend. Ich habe vorhin geflissentlich eine Reihe von Stellen aus Woit's Arbeit wörtlich angeführt, damit der Leser sich von der Methode der Beweisführung unmittelbar überzeugen könne. Offenbar war Woit befangen von der vorgefassten Idee, die Maurer'sche Hypothese von dem entodermalen Ursprunge der Milz bestätigt zu finden und wahrscheinlich aus diesem Grunde legt er so wenig Gewicht auf die Beziehungen des Coelomepithels zu der sich entwickelnden Milz. Vollends bedeutungslos erscheint Woit's Arbeit auch aus dem Grunde, weil — abgesehen von schematischen Darstellungen, an denen sich bestenfalles die topographischen Beziehungen der sich entwickelnden Milz erkennen lassen — kein einziges mikroskopisches Bild zur Bestätigung der Befunde mitgetheilt wird. Aber auch die er-

wähnten Schemata sind nicht genau und einige derselben können sogar zu einer völlig irrthümlichen Auffassung der Frage Veranlassung werden; so z. B. sind auf Figur 22 der Woitschen Arbeit (Passer domest. von ca. 110 Stunden) Milz und Pancreas dorsale als unmittelbar aneinanderstossend gezeichnet, und auf Fig. 26 (Gallus domest., 100 Stunden alt) dringt die Milz als langer Streifen unmittelbar bis zum Duodenum vor [1]), was ja in Wirklichkeit niemals vorkommt (vgl. hierzu meine Textfigur 1).

Die Entwickelung der Milz bei den Vögeln wird — ausser der genannten Arbeit Woit's — in einer zweiten, wie erwähnt, von Choronschitzki behandelt. Ch. untersucht ebenfalls Hühnchen, ohne Angabe der Zahl der studirten Objecte und ohne Beschreibung einzelner Stadien. Er legt besonderes Gewicht auf Structurverschiedenheiten zwischen visceralem Coelomepithel der linken und rechten Seite beim Embryo zur Zeit der Milzentwickelung: während es auf der rechten Seite einschichtig ist, erscheint es einerseits als „zwei-, drei-, ja als vielschichtiges Cylinderepithel". Das Coelomepithel beider Seiten zeigt Erscheinungen von Zellausscheidung in das Mesenchym hinein, welcher zufolge die Anzahl der freien Zellen des letzteren sich vergrössert. Zu diesem Schlusse gelangt Choronschitzki im Hinblicke auf den Umstand, dass an den Zellen des Coelomepithels (besonders in den tiefen Schichten desselben linkerseits) häufig karyokinetische Figuren auftreten, welche mit ihrer Längsachse senkrecht zur Epitheloberfläche stehen; dabei beobachtete Ch. manchmal Anhäufung von Rundzellen in den tiefsten Lagen des Coelomepithels und sogar Ausscheidung ganzer Haufen (bis zu 12 und mehr) solcher Zellen in das Mesenchym hinein. Solche Bilder sah Ch. fast ausschliesslich an jener Stelle, wo Mesenchym und viscerales Coelomepithel entsprechend dem Dorsalende des Pancreas dorsale an der linken Seite des Mesenterium dorsale eine merkliche Hervorragung in die Bauchhöhle hinein erzeugen; so kommt es hier zu einer Häufung des Mesenchyms, und hierin ist das erste Anzeichen der erfolgten Anlage

1) In der Erläuterung zu dieser Figur heisst es: „Das mesenchymatöse Gewebe der Milzanlage ist bis an den Darm als besonders differenzirt zu verfolgen."

der Milz an der erwähnten Stelle gegeben. Die Ansicht Woit's über Ausscheidung pancreatischer Drüsenröhrchen in die Milz hinein bestreitet Ch. mit Entschiedenheit, doch er hält es für möglich, dass auf früheren Entwickelungsstufen (vor dem Auftreten der Milz) aus dem Entoderm eine Zellausscheidung in das Mesenchym hinein statthat; besonders häufig ist dies nach Ch. der Fall an jenem Abschnitt des Darmrohres, welcher dem Uebergange zwischen Vorder- und Mitteldarm entspricht. Der gleiche Vorgang der Zellausscheidung in das Mesenchym gelangt zur Beobachtung am Pancreas dorsale früher Stadien, wo letzteres noch eine kleine unverästelte Ausstülpung der dorsalen Darmwand vorstellt. Hingegen um die Zeit der Milzentwickelung ist die Zellzufuhr aus dem Entoderm zum Mesenchym nahezu gleich Null, wiewohl letzteres unzweifelhaft eine gewisse Anzahl entodermatischer Zellen enthält. Durch solche Erwägungen kommt Ch. schliesslich zu der Annahme einer wenn auch indirecten Betheiligung des Entoderms an der Milzanlage, und in diesem Punkte unterscheiden sich seine Ergebnisse nur wenig von denjenigen Woit's [1]), welchen Ch. in seiner Arbeit mehrfach in schroffer Weise „grober Fehler" und mangelhafter Erfahrung in der Benützung des Mikroskops beschuldigt. Dabei nimmt Ch. selbst zur Bestätigung der Hypothese von der Zellauswanderung aus dem Entoderm ins Mesenchym seine Zuflucht zur Voraussetzung, die bei weitem nicht unanfechtbar genannt werden dürfen. So schreibt Ch. beispielsweise mit Bezug auf diesen Emigrationsvorgang bei Salamandra maculosa wörtlich folgendes: „Man könnte die Frage aufwerfen, wie von dem cylindrischen Epithel des Darmes, welches noch eine Menge Dotterkugeln enthält, sich polygonale, keine solche Kugeln enthaltende Mesenchymzellen ablösen können? Die Frage ist nicht ohne weiteres leicht zu beantworten. Wir wollen nur hier erinnern, dass die polygonalen Mesenchymzellen sehr wenig Protoplasma um einen grossen Kern herum enthalten, dass die Contouren dieser Zellen unregelmässig, wie zerfetzt erscheinen und dass die Ausscheidung solcher Zellen aus dem Gastrointestinalepithel so zu erklären ist, dass ein Dotterkugeln enthaltender Theil des Protoplasmas bei der Ab-

1) Die Milz geht beim Hühnchen aus dem Mesenchym hervor und enthält epitheliale Elemente, die bei der ferneren Entwickelung modificirt werden (S. 190).

lösung der erwähnten Zellen zwischen den übrigen Zellen des Entoderms verbleibt und allmählich resorbirt wird, während die zur Ausscheidung gelangenden Zellen solchergestalt frei von Dotterkugeln erscheinen (S. 189).

Mehrfach hebt Ch. hervor, die Frage nach der Entstehung des Mesenchyms liege ausserhalb der Grenzen seiner Untersuchungen. Aus der vorstehend mitgetheilten Schilderung meiner Präparate geht aber hervor, dass gerade im Mesenchym die erste Anlage der Milz zur Wahrnehmung gelangt. Ich erachte es daher für nothwendig, die Entwickelung des Mesenchyms des Darmkanales zu verfolgen und die gegenseitigen Beziehungen zwischen visceralem Coelomepithel und Mesenchym in der dem Auftreten der Milz vorangehenden Entwickelungsphase zu eruiren.

Auf relativ noch sehr frühen Stufen, wo weder eine Lungen-, noch eine Pancreasanlage zu sehen ist (s. obige Beschreibung eines Entenembryos von 3 Tagen und eines Hühnerembryos von 2 Tagen 2 Stunden) erreicht das viscerale Coelomepithel den Höhepunkt seiner Entwickelung und stellt rechter- und linkerseits eine mächtige Zellmasse von 6—8 Kernreihen vor; um diese Zeit bildet es den einzigen Belag des Darmrohres, da in einer grossen Ausdehnung dieses letzteren das Mesenchym noch sehr schwach entwickelt ist oder gänzlich fehlt. In diesen, noch besser aber in etwas älteren Entwickelungsphasen (Entenembryo von 3 Tagen 10 Stunden, Hühnerembryo von 2 Tagen 14 Stunden) sieht man in höchst eclatanten Bildern das Hervorgehen von Mesenchym aus dem visceralen Coelomepithel: letzteres zeigt zahlreiche Kerntheilungsfiguren, und aus seinen tiefen Schichten gehen einzeln oder gruppenweise junge Mesenchymzellen hervor. Infolge dessen wird die innere Grenze des Coelomepithels unscharf, an vielen Orten geht es ununterbrochen in das darunterliegende Mesenchym über; gleichzeitig erscheint es weniger mächtig als früher und weist nicht über 4—5 Reihen Kerne auf. Es häuft sich so das Mesenchym rings um den Darmkanal nach und nach an, indem es das viscerale Coelomepithel von dem Entoderm hinwegschiebt; letzteres bleibt dauernd von dem Mesenchym scharf abgegrenzt. Schon in diesen Stadien (Entenembryo von 3 Tagen 10 Stunden und 3 Tagen 18 Stunden) machen sich in einigen Abschnitten des Darmmesenchyms beträchtliche Anhäufungen von Rundzellen bemerkbar, so z. B. rings um den

Vorderdarm, an der Abgangsstelle der Lungen und um letztere herum [1]), sowie um den Magen; auf Kosten dieser Zellen entwickeln sich später die glatten Muskeln und das Bindegewebe der Wandtheile der genannten Organe. Eben solche Anhäufungen von Rundzellen, nur in geringeren Dimensionen, kommen auf frühen Stufen (Huhnembryo von 2 Tagen 14 Stunden) unmittelbar unter dem visceralen Coelomepithel und im Gebiete des Pancreas dorsale, manchmal an jener Stelle, wo sich in der Folge die Milz entwickelt, zur Beobachtung. Es können ähnliche Rundzellenanhäufungen leicht verwechselt werden mit Frühstufen der Milzanlage, doch wäre dies zweifellos ein Fehler, da die erwähnte Lage der soeben aus dem Coelomepithel hervorgegangenen Zellen nur vorübergehend ist und in späteren Stadien (Huhnembryo von 3 Tagen 16 Stunden) an der nämlichen Stelle ein aus sternförmigen Zellen bestehendes Mesenchym sich vorfindet, während Gruppen runder Zellen hier bereits nicht zur Beobachtung kommen. Es giebt demnach zwischen dem Stadium intensiven Wachsthums des visceralen Coelomepithels, wo aus demselben in Massen Mesenchymzellen hervorgehen, und dem Augenblicke des Auftretens der Milz gewisse Zwischenstufen. Noch vor dem Auftreten der Milz verliert das viscerale Coelomepithel seine frühere Symmetrie und dehnt sich auf der rechten Seite (im Niveau des Pancreas dorsale und in gewisser Ausdehnung cranial- und caudalwärts davon) in Folge des Wachsthums der Leber und der Venen in eine feine einschichtige Zelllage aus, während auf der linken Seite das viscerale Coelomepithel vielschichtig bleibt und zwar sowohl um die Zeit des ersten Auftretens der Milz, als auch einige Zeit später.

Die allerfrüheste Anlage der Milz, an deren Natur als solcher bereits kein Zweifel möglich ist, finden wir als eine Verdichtung von Mesenchymzellen an einer bestimmten Stelle das Mesenterium dorsale. Wie schon vorhin erwähnt, erscheint die erste Anlage der Milz bald später, bald früher; so z. B. ist bei einem Huhnembryo von 3 Tagen 20 Stunden, ja von 3 Tagen 22 Stunden manchmal eine Milz noch nicht constatirbar, während dieselbe bei Embryonen von 3 Tagen 15 Stunden bisweilen

1) Auf späteren Entwickelungsstufen (Entenembryo von 5 Tagen 3 Stunden) nehmen diese Rundzellen um Speiseröhre und Lungen noch mehr an Zahl zu.

schon deutlich erkennbar erscheint. Solche erhebliche Differenzen beobachtete ich vielfach bei Embryonen einer und der nämlichen Serie, d. h. Sommereiern von gleicher Frische, die genau um die gleiche Zeit der natürlichen oder künstlichen Bebrütung ausgesetzt waren, sich also unter den gleichen Temperatur-, Luft- und sonstigen Verhältnissen befanden. Auf jeden Fall liegt beim Hühnchen von 4 Tagen, wenn dasselbe nicht missgebildet, eine Milzanlage bereits vor, und es muss daher die Behauptung Woit's, die Milz werde beim Hühnchen um die zweite Hälfte des 5. Tages angelegt, unbedingt als unzutreffend bezeichnet werden. Um die Zeit der Milzbildung und in den unmittelbar voraufgehenden Entwickelungsetappen des Embryo fliesst das die Entwickelungsstätte der Milz überziehende viscerale Coelomepithel mit dem darunterliegenden Mesenchym nicht zusammen (Fig. 11 und andere), doch erscheint seine innere Grenze häufig uneben, das Coelomepithel erscheint an seiner inneren Fläche wie mit Einschnitten besetzt. Seltener kommt es vor, dass die Grenze zwischen Coelomepithel und Mesenchym der Milzanlage undeutlich wird und Epithelzellen in das Mesenchym übergehen: dies gelangt vor allem zur Beobachtung an der Uebergangsstelle des Coelomepithels von der Milzanlage auf das Mesenterium dorsale (Fig. 17). Auf den entsprechenden Schnitten fliesst das viscerale Coelomepithel der linken Fläche in der Umgebung des Darmes gewöhnlich fast vollständig mit dem Mesenchym zusammen.

Auf darauffolgenden älteren Stufen wächst das Mesenchym der Milz allmählich unter zahlreichen Erscheinungen von Karyokinese in seinen Zellen; gleichzeitig erhebt sich die Milz über die Oberfläche des Mesenterium dorsale in Gestalt eines länglichen Wulstes. Um diese Zeit (bei der Ente am 6., beim Huhne am 5. Tage) erscheint das die Milz bekleidende viscerale Coelomepithel verdickt, wobei es sich in einer bestimmten Zeitphase in dieser Beziehung von dem übrigen Epithel der linken Seite, welches sich bereits zu verdünnen beginnt, unterscheidet. Diese Dickendifferenz des Coelomepithels ist besonders eclatant an Querschnitten durch das caudale Ende der Milz. Bei Embryonen späterer Stadien (Ente vom 7., Huhn vom 6. Tage) verdünnt sich das Coelomepithel auch über der Milz.

Es bewahrt also das viscerale Coelomepithel im Gebiete

der sich entwickelnden Milz seine Selbständigkeit in höherem Maasse, als an viel anderen Orten (über dem Pancreas dorsale, um Magen und Lungen). Um dies zu erkennen, genügt eine Vergleichung der Figg. 21 und 20 oder der Figg. 10 und 6; noch instructiver ist Fig. 13, wo bei bestehender Karyokinese im visceralen Coelomepithel aus den tiefen Schichten desselben, wie deutlich zu erkennen, ganze Haufen von Mesenchymzellen hervorgehen. Im Hinblicke hierauf vermag ich den oben angeführten Darlegungen Choronschitzki's nicht beizustimmen, welcher eine ganz besonders intensive, haufenweise Zellemigration aus dem Coelomepithel „fast ausschliesslich" im Gebiete der sich entwickelnden Milz zu finden vermeint. Diese Sonderstellung der Milzregion ist es, was ich nach meinen Befunden von der Hand weisen muss; vielmehr kann ich meine Ergebnisse nach der angedeuteten Richtung folgendermaassen formuliren: Auf Frühstufen der Milzentwickelung besteht im Gebiete der Milz selbst, aber auch auf einer grossen Strecke des Darmkanales eine Ausscheidung von Rundzellen aus dem visceralen Coelomepithel, auf Kosten welcher Zellen ganz besonders energisch an Umfang gewinnt das Mesenchym beispielweise um die Anlage der Lungen und des Magens. Das weitere über das Verhalten des Coelomepithels zu der Milzanlage wird in dem zusammenfassenden Schlusstheile vorliegender Arbeit dargelegt.

Säugethiere.

Sus domesticus.

Zum Studium der Milzentwickelung beim Schweine bediente ich mich der zahlreichen fertigen embryonalen Serien, welche den Normentafeln (20) Prof. Keibel's zu Grunde liegen; weiteres Material wurde mir in liebenswürdiger Weise von Prof. E. Kallius überlassen; mehrere Embryonen endlich habe ich selbst in Schnitte zerlegt. Es lagen mir im Ganzen nicht weniger als 30 Embryonen verschiedenen Alters zur Benutzung vor. Einige Beispiele davon will ich hier kurz beschreiben.

1. Embryo von 19 Tagen. Grösste Länge 8 mm, Stirn-Scheitellänge 2—3 mm (Normentafeln Nr. 67). Schnittdicke 15 μ. Magen ist nicht mehr ganz median gestellt. Pancreas dorsale ist schon gut entwickelt, besteht aus zwei Lappen. Pancreas

ventrale ist auch vorhanden. Mesenterium dorsale des Magens und Duodenums stellt eine starke, mit der Convexität nach links gerichtete Falte dar. Das viscerale Coelomepithel der linken Seite im Gebiete des Magens und des Duodenums ist sehr verdickt (etwa 5 Reihen von Kernen), vom darunter ligenden Mesenchym ist es nicht überall gleich scharf abgegrenzt. An einzelnen Stellen geht das Coelomepithel in Mesenchym über. Das Mesenterium dorsale des Magens und des Duodenums enthält neben vielen Gefässen nur sehr spärliches Mesenchym, welches in innigem Zusammenhange mit dem Mesenchym um die Aorta herum steht; gerade in diesem Theile des Mesenchyms sind sehr viele karyokinetische Figuren; besonders zahlreich sind sie dicht ventral von der Aorta. Im Gegensatz dazu zeigt das Coelomepithel an diesen Stellen verhältnissmässig nur wenige Mitosen. Das viscerale Coelomepithel der rechten Seite ist auch verdickt und vom unterliegenden Mesenchym noch weniger abgegrenzt, als es an der linken Seite der Fall ist. Das Epithel des Pancreas und des Darmes ist von dem umgebenden Mesenchym scharf abgegrenzt.

2. Embryo von 20 Tagen. Grösste Länge = 7 mm. Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon. Schnittdicke = 10μ. Das zweilappige Pancreas dorsale ist von gefässreichem Mesenchym umgeben. Das viscerale Coelomepithel kann man hier nur stellenweise gegen das Mesenchym abgrenzen; wo aber eine Grenze auftritt, stellt es ein einschichtiges cubisches Epithel dar. Auf weiter cranialwärts liegenden Schnitten verschwindet das Pancreas dorsale; der Darm liegt in einer gefässreichen Zellmasse, das viscerale Coelomepithel ist gar nicht zu unterscheiden, man erkennt nur, dass die peripherisch liegenden Reihen von Kernen an der linken Seite sich regelmässiger anordnen, als es in den tiefen Schichten der Fall ist. An weiteren Schnitten wird an der linken Seite die Grenze zwischen visceralem Coelomepithel und Mesenchym sichtbar. Die Membrana basilaris hat sich mit Bleu de Lyon deutlich gefärbt und an gewissen Strecken kann ein sehr dickes Coelomepithel (nicht weniger als 5 Reihen von Kernen) gut unterschieden werden. Figur 9 zeigt einen Theil dieser Gegend auf dem Durchschnitte: das Coelomepithel ist hier theils von dem Mesenchym scharf abgegrenzt, theils fliesst es damit völlig zusammen. Noch weiter cranialwärts ist fast das ganze Coelomepithel der linken und ein Theil auf der rechten Seite

gut abgegrenzt. Auf der rechten Seite ist das viscerale Coelomepithel weniger hoch. Auf dieser Stufe ist das Mesenchym überhaupt weiter in seiner Entwickelung vorgeschritten, als in dem vorigen Falle. Das Entoderm des Darmkanales und der Pancreas ist auf allen Schnitten von dem Mesenchym durch eine scharfe Grenze geschieden.

3. Embryo von 20 Tagen. Grösste Länge 8,2 mm. Stirn-Scheitellänge = 3,2 mm (Normentafel Nr. 72). Schnittdicke = 20 μ. Magen bereits ziemlich weit gedreht. Das Pancreas dorsale hat schon mehrere Verästelungen, ist aber mit dem Pancreas ventrale noch nicht vereinigt. Das Mesenterium dorsale an der Uebergangsstelle des Magens und des Duodenums ist etwas verdickt und sieht an den Querschnitten spindelförmig aus (auf ca. 15—18 Schnitten = 300—360 μ). Die Verdickung besteht aus einer dichten Zellenmasse mit meistens rundlichen oder ovalen Kernen; die Grenzen zwischen den Zellen kann man nicht unterscheiden, die Kerne liegen ganz dicht nebeneinander; in der Mitte dieses Gewebes sind viele Blutgefässe. Das viscerale Coelomepithel des geschilderten Theiles des Mesenterium dorsale ist fast überall nicht scharf vom unterliegenden Mesenchym abgegrenzt. An vielen Stellen ist das Coelomepithel und Mesenchym sogar in eine gemeinsame compacte Zellenmasse verschmolzen und nur hier und da tritt eine Grenze hervor (Figur 3); dabei kann man bemerken, dass das Coelomepithel aus 2—3 Kernreihen besteht. Das Mesenchym um den Darm herum ist ebenfalls unscharf von dem umgebenden Coelomepithel getrennt. Ueberall im Mesenchym und visceralen Coelomepithel lassen sich viele Mitosen sehen. An den folgenden Schnitten (caudalwärts) tritt die Grenze zwischen Mesenchym und visceralem Coelomepithel allmählich hervor und im Gebiete des Pancreas dorsale besteht das viscerale Coelomepithel aus einer Reihe cubischer Zellen, die sich von dem Mesenchym abheben.

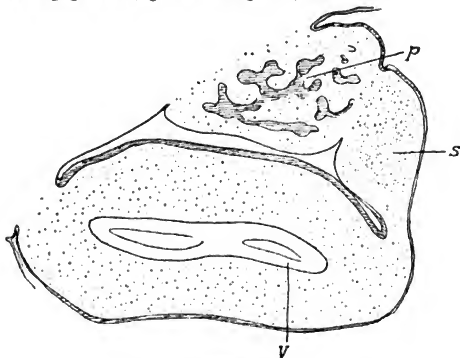
4. Embryo von 20 Tagen. Schnittdicke = 10 μ. Etwas älteres Stadium als 3. Pancreas dorsale in der Entwickelung weiter vorgeschritten, aus netzförmig angeordneten Epithelsträngen bestehend. Das Mesenterium dorsale des Magens erscheint spindelförmig auf 20—25 Schnitten (= 200—250 μ). Das viscerale Coelomepithel ist an dieser Stelle noch inniger mit dem Mesenchym verschmolzen, als in jüngeren Stadien, und es ist fast un-

möglich, beide gegeneinander abzugrenzen. Nur darin, dass die Kerne in der Peripherie regelmässiger angeordnet sind, hat man einen Anhaltspunkt dafür, wie weit das Gebiet des Coelomepithels reicht. Das viscerale Coelomepithel um Magen und Duodenum herum ist ebenfalls mit dem Mesenchym vereinigt, desgleichen das Coelomepithel des Mesenterium dorsale des Magens. Nur an einzelnen Stellen ist einschichtiges gut abgegrenztes Epithel vorhanden (z. B. das Coelomepithel der linken Seite im Gebiete des Pancreas dorsale).

5. Embryo von 9,5 mm grösster Länge (entspricht Fig. 17 der Normaltafeln). Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin, Bleu de Lyon. Schnittdicke = 10 μ. Mesenterium dorsale des Magens und Duodenums in einer Ausdehnung von 45 Schnitten (450 μ) noch stärker verdickt, als in den vorhergehenden Fällen. Auf cranialwärts gelegenen Schnitten hat dasselbe die Gestalt eines Dreiecks mit dorsalwärts gerichteter Basis, auf caudalwärts gelegenen Schnitten die Form eines ausgezogenen Ovoids. Auf der dorsalen sowohl, wie auf der ventralen Seite erscheint die Verdickung des Mesenteriums durch eine gut ausgesprochene Einschnürung abgegrenzt. Das caudale Ende der Verdickung birgt das Pancreas dorsale, welches von dem Gewebe derselben gut abgegrenzt ist. Die geschilderte Mesenterialverdickung besteht aus Mesenchym, welches vorwiegend aus sehr dichtgedrängten Zellen mit rundem Kern und spärlichem Protoplasma sich aufbaut. Das Gewebe der Verdickung geht ohne jede Grenze über in das Mesenchym und den Darmkanal und unterscheidet sich von diesem nur durch einen grösseren Reichthum an Blutgefässen, welche die Verdickung nach verschiedenen Richtungen durchsetzen und hierdurch den schwammigen Charakter derselben bedingen. Das viscerale Coelomepithel, welches die Mesenterialverdickung bekleidet, erscheint an den meisten Schnitten gut abgegrenzt von dem Mesenchym; links besteht es aus zwei, rechts aus einer Reihe von Kernen. Das den Magen bedeckende viscerale Coelomepithel hebt sich noch deutlicher von dem Mesenchym ab und besitzt eine Dicke, die von 1—3 Kernreihen wechselt, sodass es hier stellenweise stärker ist, als über der Mesenterialverdickung.

6. Embryo von 14 mm grösster Länge. Schnauzen-Scheitel = 6 mm, Stirn-Scheitel = 5,6 mm, Scheitel-Nacken = 5,8 mm (Normentafel Nr. 84), Schnittdicke = 15 μ. In einer

Ausdehnung von 24 Schnitten (= 360 μ) zeigt das Mesenterium dorsale des Magens und Duodenums eine Verdickung, welche stärker ausgesprochen erscheint, als in dem vorigen Stadium. Diese Verdickung ist dorsalwärts (gegen das Pancreas dorsale) und ventralwärts (gegen den Darm) durch scharf einschneidende Furchen abgegrenzt (vgl. Text-Figur 3).



Figur 3.
P = Pancreas, S = Milz, V = Magen.

Auf einigen Schnitten macht sich in der geschilderten Verdickung des Mesenterium dorsale, näher zum Coelomepithel der linken Seite, eine Gewebsverdichtung bemerkbar (Fig. 16); sie erscheint auf Querschnitten von ovaler Form und besteht fast ausschliesslich aus runden Mesenchymzellen, deren Kerne sich mit Karmin lebhafter färben, als in den Zellen des umgebenden Mesenchyms. In der Verdickung des Mesenterium dorsale sowohl, wie in dem beschriebenen verdichteten Gebiete desselben, welches nunmehr unzweifelhaft als Anlage der Milz sich darstellt, finden sich viele Blutgefässe. Das viscerale Coelomepithel der linken Seite des Mesenterium dorsale besteht im Gebiete der Milzanlage aus 1—2 Reihen von Kernen und ist von darunterliegendem Mesenchym ganz deutlich abgegrenzt. Dasselbe gilt auch von dem Coelomepithel um den Magen und Darm herum. Nur ausnahmsweise kann man an einigen Schnitten bemerken, dass Zellen mit runden Kernen — einzeln oder in kleinen Gruppen — gerade an der Grenzlinie sich finden.

Wie sich aus der Beschreibung obiger Entwickelungsstadien ergiebt, gelangt die Milz beim Schweine zur Entwickelung um eine Zeit, wo alle übrigen wichtigeren Organe bereits angelegt sind. Der jüngste von den Embryonen, bei welchen ich unzweifelhaft das Vorhandensein einer Milz eruiren konnte, ist der von Prof. Fr. Keibel in seinen Normentafeln unter Nr. 282 (Tafel 84) angeführte und von mir unter 6 oben beschriebene. In diesem Falle tritt die Milzanlage bereits hervor als Mesenchymverdichtung des Mesenterium dorsale des Darmes; das viscerale Coelomepithel über der betreffenden Stelle unterscheidet sich in keiner Weise von dem gleichen Epithel anderer Gebiete. Dem Auftreten einer deutlichen Milzanlage geht vorher eine starke Verdickung des Mesenterium dorsale in einer bestimmten Ausdehnung, bedingt durch Anhäufung von Mesenchym, die ihrerseits auf Kosten des visceralen Coelomepithels vor sich geht; das Mesenchym der erwähnten Verdickung geht um diese Zeit ohne jede Grenze in das Mesenchym des Darmkanales über. Das Entoderm des Darmes und des Pancreas dorsale hebt sich stets scharf ab gegen das umgebende Mesenchym und hat an der Bildung der Milz keinerlei Antheil.

Homo sapiens.

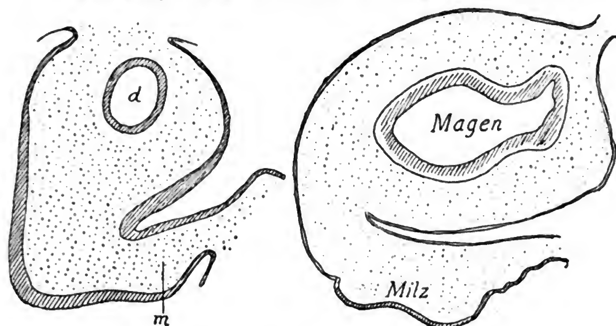
Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen seitens des Herrn Prof. Fr. Keibel lagen mir aus dessen Privatsammlung fertige Serien menschlicher Embryonen für die Zwecke meiner Untersuchungen zur Benutzung vor. Von einigen Embryonen, die bezüglich ihrer Erhaltungszustände und der Färbungsverhältnisse als befriedigend angesehen werden konnten, folgen unten kurze Beschreibungen. Sie haben bereits fast ausnahmlos den verschiedenen Arbeiten von Prof. Fr. Keibel (21) und seiner Schüler (22) zur Grundlage gedient.

1. Embryo von 25—27 Tagen (H. s. for.)[1]. St.-Nl. 8 mm. Zwischen Fig. 8 und 9 der His'schen Normentafeln. Hämatoxylin mit Eosin. Schnittdicke = 20 μ. Pancreas dorsale und ventrale bereits angelegt, doch nicht mit einander verbunden. Mesenterium dorsale des Magens an der Uebergangsstelle des letzteren in das Duodenum auf Querschnitten kurz und dick; das viscerale Coelom-

1) In Klammern sind die Bezeichnungen in dem Kataloge Prof. Fr. Keibel's aufgeführt.

epithel, welches links Duodenum und Magen, sowie die Hälfte des Mesenterium dorsale in dem angegebenen Niveau bedeckt, ist beträchtlich verdickt, aus 3—4 Kernreihen bestehend. Die Grenze zwischen verdicktem Epithel und Mesenchym ist bald gut sichtbar, bald verschmelzen beide Gewebe mit einander. Verdickt ist das Coelomepithel auch beim Uebergange von der rechten Seite des Magens auf das Mesenterium dorsale (Textfig. 4).

2. Embryo (H. s. W. P.) von 30—31 Tagen. St.-Nl. 9,5 mm.



Figur 4. Figur 5.

d = Magen, *m* = Mesenterium dorsale.

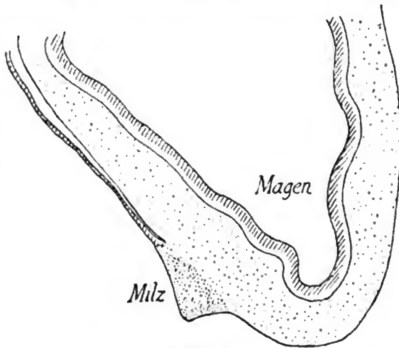
Fig. 12 nach His. Schnittdicke 15 μ. Boraxcarmin. Mesenterium dorsale des Magens schon beträchtlich in dorsoventraler Richtung verlängert, erscheint in einer Ausdehnung von 25 Schnitten (= 375 μ) als Auftreibung, welche ganz allmählich in das Gekröse übergeht, ohne das Niveau des letzteren auffallend zu überragen. Das viscerale Coelomepithel wird, wo es vom Magen auf die linke Fläche des Mesenterium dorsale übergeht, aus cubischem zu cylindrischem Epithel; da, wo das Coelomepithel die erwähnte Verdickung des Mesenterium dorsale bedeckt, ist die Grenze zwischen ihm und dem Mesenchym schwer zu unterscheiden.

3. Embryo von 32—33 Tagen (H. s. Bul. I.) St.-Nl. 11,5 mm. Zwischen Fig. 15 und 16 nach His. Schnittdicke = 20 μ. Alauncarmin. In einer Ausdehnung von 20 Schnitten (= 400 μ) besteht eine Anschwellung des Mesenterium dorsale des Magens, welche das Niveau der linken Fläche des Gekröses überragt (Textfig. 5). Das Gewebe dieser Anschwellung unterscheidet

sich in nichts von dem Mesenchym, welches das Entoderm des Magens auf den entsprechenden Schnitten umgiebt und geht ganz unmerklich in das Mesenterialgewebe über; nur auf einigen Schnitten kann bemerkt werden, dass im centralen Theile der Anschwellung das Gewebe etwas grössere Dichtigkeit besitzt. Im übrigen aber besteht das Gewebe der in Rede stehenden Mesenterialverdickung aus dicht neben einander liegenden Zellen mit sehr spärlichem Protoplasma und einem Kern; die Kerne sind zumeist rund oder leicht in die Länge gezogen. Eine grosse Zahl feiner Blutgefässe durchsetzt die Mesenterialverdickung nach allen möglichen Richtungen. Das viscerale Coelomepithel der rechten (ventralen) Fläche der Verdickung ist ein einschichtiges, niedriges; das Epithel der linken (dorsalen) Fläche besteht aus mehreren (2—3) Reihen von Kernen; letztere erscheinen oft in die Länge gestreckt, mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht gelagert zu der Oberfläche der Epithelausbreitung. Die Grenze zwischen diesem verdickten Coelomepithel und dem darunterliegenden Mesenchym ist nicht überall gleich deutlich ausgesprochen: grösstentheils tritt sie scharf hervor, an manchen Stellen wird sie weniger deutlich, und schliesslich giebt es Stellen, wo Mesenchym- und Coelomepithelzellen in einander übergehen. An einigen Stellen bildet das Coelomepithel buchtförmige Einstülpungen in das Mesenchym der Mesenterialverdickung hinein, ohne hierbei seine Grenze zu verlieren. Den Magen bedeckt ein einschichtiges cubisches Coelomepithel. An der Uebergangsstelle des Coelomepithels von der linken Fläche der Verdickung des Mesenterium dorsale auf den Magen zeigt das Präparat an der Mehrzahl der Schnitte einen Defect, sodass sich hier die Anordnung des Coelomepithels schwer eruiren lässt. In den caudalen Theil der Verdickung ragt das Pancreas dorsale hinein, dessen Drüsenröhren sich von dem Mesenchym gut abheben.

4. Embryo von 42—45 Tagen (H. s. Schott. II.). K.-Stl. 19 mm. Fig. 22 nach His. Schnittdicke = 20 μ. Hämatein. Milz in einer Ausdehnung von 36 Schnitten (= 720 μ) zu bemerken. Das craniale Ende derselben erscheint auf dem Querschnitte als Höcker von dreieckiger Form, aufsitzend auf der Magenwand, in der Nähe der Insertion des Mesenterium dorsale, welches in diesem Stadium sich bereits beträchtlich dorso-ventralwärts gestreckt hat und sehr fein ist. In diesem Niveau geht das Gewebe

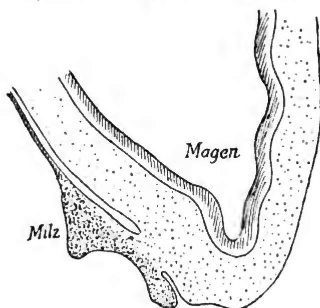
der Milz völlig unmerklich in das Mesenchym der Magenwand über. Weiter caudalwärts hebt sich die Milz nach und nach von der Magenwand ab und ihre Ausdehnung (auf dem Querschnitte) nimmt zu. Noch weiter caudalwärts tritt eine erneute Verringerung des Querdurchmessers der Milz ein. Auf ihrer ganzen freien Oberfläche ist die Milz bedeckt mit einschichtigem Coelomepithel, welches sich von ihrem Gewebe gut unterscheiden lässt; letzteres besteht aus dicht gelagerten Zellen mit runden Kernen und geht ohne jede Grenze in das Mesenchym des Mesenterium (und der Magenwand) über, welches sich nur dadurch unterscheidet, dass es weniger Rundzellen enthält.



Figur 6.

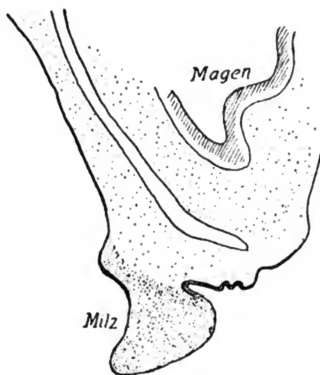
5. Embryo von 45—47 Tagen (H. s. Born I.). K. Stl. 20 mm. Zwischen Fig. 22 und 23 nach His. Schnittdicke = 20 μ. Hämatoxylin mit Eosin. Milz erscheint in einer Ausdehnung von 50 Schnitten (= 1 mm) als Körper, welcher auf Querschnitten verschiedene Form darbietet, je nach der Schnittebene (vgl. im Texte die Fig. 6, 7 und 8). Das topographische Verhalten der Milz ist das gleiche, wie in dem vorigen Falle: ihr craniales Ende innig verbunden mit der Magenwand (Fig. 6 im Texte), weiter caudalwärts sitzt die Milz auf dem Mesenterium dorsale des Magens (Fig. 7 im Texte). In diesem Stadium bietet das Gewebe der Milz bereits erheblichere Unterschiede gegenüber dem nachbarlichen Mesenchym des Gekröses: dort sind die Zellen dichter gelagert, und die Mehrzahl derselben besitzt runde, lebhaft gefärbte Kerne (Fig. 8 *m*), hier besteht das Gewebe aus einem beträchtlich lockereren Zellgefüge, und das Verhalten der Kerne ist zudem ein ausserordentlich wechselndes: nur eine Minderzahl von Zellen besitzt Kerne, die denen der Milz ähnlich scheinen,

andere Zellen haben stark ausgezogene Kerne, noch andere grosse schwach gefärbte Kerne von ovaler Form (vgl. Fig. 8 *ms*, welche einem Theile des in Textfigur 7 dargestellten Durchschnittes entspricht). Im ganzen bietet das Gewebe der Milz eine gleichartige Anordnung dar; das Gegentheil davon zeigt das Gewebe des Mesenteriums. Indessen ist eine völlig scharfe Grenze zwischen beiden Geweben nicht vorhanden, vielmehr gehen beide auf manchen Schnitten ganz allmählich in einander über. Ein einschichtiges Coelomepithel bedeckt die Milz, von dem Gewebe des letzteren gut abgegrenzt.



Figur 7.

6. Embryo (H. s.W.-K.) von 62—63 Tagen (nach Sedgwick-Minot bestimmt durch Messung des Extremitäten - Abstandes). Schnittdicke = 20 μ. Hämatoxylin. Auf 56 Schnitten (= 1,12 mm) findet sich die Milz in dem Raume zwischen Magen, Leber und linker Geschlechtsdrüse. Der grösste Theil ihrer Oberfläche sieht frei in die Peritonealhöhle und trägt ein einschichtiges cubisches Coelomepithel. Die Milz ist auf dem Mesenterium dorsale des Magens befestigt durch ein Band, welches auf einigen Schnitten ziemlich schmal erscheint.



Figur 8.

Obwohl nun die vorstehend aufgeführten Darlegungen einer nicht ganz continuirlichen Reihe von Entwickelungsstadien entsprechen, so lässt sich auf Grundlage derselben nichtsdestoweniger

eine Vorstellung gewinnen von dem thatsächlichen Verlaufe der Milzentwickelung. Wie bei dem Schweine, finden sich auch hier die ersten Spuren der Milzanlage in der Masse des Mesenterium dorsale des Darmcanales, anfangs von dem umgebenden Mesenchym nicht unterscheidbar und erst später zu einem gesonderten Gewebsbezirke sich abgrenzend. In der dem Auftreten der Milzanlage vorangehenden Zeitperiode erscheint das viscerale Coelomepithel der betreffenden Gegend stark verdickt, und es liefert das Material zur Entwickelung des Mesenchyms des Mesenterium dorsale; sodann erfährt das Mesenchym an einer bestimmten Stelle ein besonders energisches Massenwachsthum, sodass es schliesslich in die Peritonealhöhle hinausragt; anfänglich unterscheidet sich das Gewebe dieser Prominenz in keiner Weise von dem übrigen Mesenchym (vgl. Embryo 3), später kommt es zu einer Differenzirung des Gewebes und die Milzanlage grenzt sich mehr oder weniger scharf von dem Mesenterialmesenchyme (Embryo 5) ab. Das Pancreas hat keinerlei Beziehung zu der Entwickelung der Milz.

Mit Bezug auf die Entwickelungsverhältnisse der Milz bei den Säugethieren findet sich in der Literatur ausser den oben angeführten Bemerkungen von Bonnet und Schultze (siehe literarische Uebersicht) noch eine Notiz von W. His (23), wonach beim menschlichen Embryo von ca. 4 Wochen (und zwar bei Embryo *A* und *B* mit 7,5 mm bezw. 7 mm Körperlänge) „die Milz erst als Falte des Mesogastriums vorgebildet ist“.

Die darauf gerichteten Untersuchungen von Toldt[1]) gründen sich auf Beobachtungen an 5 menschlichen Embryonen. Bei einem Embryo aus dem Beginne der 6. Woche (gerader Abstand des Steisses vom Nackenhöcker etwa 14 mm, zwischen Fig. 17 und 18 nach His) fand Toldt „die Milzanlage an einer grösseren Reihe von Schnitten als einen stumpf dreieckigen, breit aufsitzenden Vorsprung an der lateralen Fläche des Mesogastrium. Von dem Gewebe des letzteren ist sie durchgehend deutlich abgegrenzt, und zwar nicht durch eine besondere fortlaufende Grenzlinie, sondern wesentlich durch eine auffallend verschiedene Anordnung der zelligen Elemente. In dem Bereiche der Milzanlage sind diese stellenweise dicht gedrängt, stellen-

1) a. a. O. S. 28.

weise wieder spärlicher, im ganzen völlig unregelmässig angeordnet, und fast durchwegs mit kugelförmigen Kernen versehen, während in der Mesodermschicht des Mesogastrium die Zellen in gleichmässigen Abständen liegen und grösstentheils längliche, gleichgerichtete Kerne besitzen. Die letzteren werden auch durch Carmin etwas weniger gefärbt, als die Zellkerne der Milzanlage. Ueberdies zeigen sich in dem Mesogastrium ab und zu stärkere Blutgefässe, in der Milzanlage hingegen zahlreiche kleine, undeutlich begrenzte Bluträume. An der freien Oberfläche der Milzanlage befindet sich ein aus kurz - cylindrischen Zellen gebildetes Epithel, welches stellenweise entschieden zweischichtig ist und bald deutlich, bald undeutlich, bald auch gar nicht von der darunterliegenden Zellenmasse abgegrenzt erscheint. Dieses Epithel ist die unmittelbare Fortsetzung des das Mesogastrium allenthalben bekleidenden Coelomepithel, welches jedoch dies- und jenseits der Milzanlage, und, was ich besonders hervorheben muss, auch an der ganzen medialen Fläche des Mesogastrium viel dünner, durchwegs einschichtig und aus cubischen oder abgeflachten Zellen gebildet ist. Der Uebergang der einen Form in die andere ist ein ganz allmählicher". Zu dieser Beschreibung möchte ich noch bemerken, dass auf Fig. 17, auf welche Toldt hinweist, das die Milz bekleidende Coelomepithel aus einer einzigen Reihe von Kernen besteht, sich von darunterliegendem Milzgewebe auffallend unterscheidet, und zwar noch auffallender, als das Coelomepithel, welches den Magen und sein Gekröse überzieht. Theilweise steht also die Abbildung im Widerspruche zu der Beschreibung, die Toldt davon entwirft. Bei einem zweiten Embryo (von ca. 37 Tagen) bot die Milzanlage ganz dasselbe Bild dar. Bei einem dritten Embryo (von annähernd 6 Wochen) fanden sich die nämlichen histologischen Besonderheiten, nur besassen die Zellen des Coelomepithels entschieden cubische Form. Bei zwei jüngeren Embryonen (der eine von ca. 4 Wochen, der zweite ebenfalls aus den letzten Tagen der vierten Woche; vom Nacken bis zum Steiss in gerader Linie 6 mm; zwischen Fig. 8 und 9 nach His) fand Toldt „an dem Orte der späteren Milzanlage die Epithelialschichte des Mesogastrium sehr bedeutend dicker als an allen anderen Stellen desselben und durch wohl ausgeprägte, geschichtete Cylinderzellen gebildet. Diese Verdickung des Epithels setzt sich sogar noch eine kurze Strecke

weit auf den Magen fort. Die Mesodermschichte des Mesogastrium zeigt keinerlei Besonderheit."

Im Hinblicke auf diese Beobachtungen hat Toldt im Vergleiche mit Beobachtungen an thierischen Embryonen „den Eindruck erhalten, dass an der Milzanlage das Epithel des Mesogastrium wesentlich betheiligt ist, ja dass sie ursprünglich von diesem ausgeht, d. h. durch reichliche Zellenvermehrung in demselben eingeleitet wird. Die Mesodermschicht des Mesogastrium scheint dabei aber so weit in Betracht zu kommen, als von ihm die Blutgefässe in eine gewisse Beziehung zu dem wuchernden Coelomepithel treten und in die Milzanlage hineinwachsen. Jedenfalls entwickelt sich die Milz nicht innerhalb der Mesodermschicht des Mesogastrium, wie man gewöhnlich anzunehmen scheint, sondern sie sitzt derselben von allem Anfang an seitlich auf". Obwohl Toldt bemerkt, dass er die Entstehung der Milzanlage einleitende Veränderung des Coelomepithels nicht als etwas für die Milz Specifisches ansieht, und erwähnt, dass eine ähnliche Verdickung des Coelomepithels auch an anderen Orten, zum Beispiele streckenweise an der medialen Seite des Mesogastrium, zur Beobachtung komme, so bleibt doch Toldt's Anschauung von der Entwickelung der Milz völlig klar bestehen — die Milz entwickelt sich aus dem Coelomepithel, indem sie aussen vom Mesenchym (Mesodermschicht des Mesogastrium nach Toldt) verbleibt.

Vergleicht man Toldt's thatsächliche Befunde mit meinen Beobachtungen, so ergiebt sich eine grosse Aehnlichkeit, ja eine theilweise Uebereinstimmung zwischen jenen und diesen. Es zeigen beispielweise zwei der jüngsten von Toldt beschriebenen Embryonen, die dem Alter nach meinem 1. entsprechen, ganz dieselbe Erscheinung einer beträchtlichen Verdickung des visceralen Coelomepithels des Mesenterium dorsale des Darmkanals. Drei ältere Embryonen Toldt's entsprechen in Bezug auf die Structur der Milz und in ihrem Verhalten zu dem Gekröse mehr oder weniger meinem Embryo 5. Dem ungeachtet gehen meine und Toldt's Ableitungen nicht unwesentlich auseinander. Eine Erklärung dafür kann ich einzig und allein in dem Umstande finden, dass jene Zwischenstufen der Milzentwickelung, in welchen der unmittelbare Zusammenhang des Gewebes der Milzanlage

mit dem Mesenchym des Mesenteriums deutlich hervortritt (vgl. meinen Embryo 3), Toldt entgangen sind. Von jenen Stufen, wo das Coelomepithel am Orte der zukünftigen Milz ansehnlich verdickt erscheint, geht Toldt zu solchen über, wo die Milzanlage bereits deutlich entfaltet ist und als Anhängsel dem dorsalen Gekröse des Magens aufruht, von dem Mesenchym des letzteren ihrer Structur nach sich in auffallender Weise unterscheidend. So gelangte Toldt zu dem Schlusse, die Milz entwickle sich aus dem Coelomepithel, dauernd nach aussen von dem Mesenchym des Mesogastrium verbleibend. Es ist aber dieser Unterschied des Gewebes der Milzanlage von dem nachbarlichen Mesenchym bereits eine secundäre, spätere Erscheinung, während unmittelbar vorher, wie ich vorhin darlegte, es Stadien giebt, in denen die Milzanlage ganz untrennbar zusammenhängt mit dem Mesenchym des Mesenterium dorsale.

Der Entwickelungsgang der Milz bei dem Schweine bietet in den wesentlichen Punkten keine Unterschiede dar gegenüber dem entsprechenden Vorgange bei dem Menschen. Es macht sich nur das Eine bemerkbar, dass bei dem Menschen schon sehr frühzeitig die Milzanlage sich über die Oberfläche des Gekröses unter Bildung eines Höckers emporwölbt, wohingegen bei dem Schweine eine mehr regelmässige, spindelförmige Anschwellung des Mesenterium zur Beobachtung kommt.

Zu erinnern wäre hier noch an die Ausführungen von Choronschitzki[1]), aus denen hervorgeht, dass die Milz bei dem Schafe im Beginne ihrer Entwickelung sich darstellt als eine Mesenchymverdichtung, hervorgegangen aus Zellen, die aus dem angrenzenden Coelomepithel ausgeschieden werden. Letzteres besteht um diese Zeit über der Milzanlage aus einer Reihe rundlicher Embryonalzellen, mit reichlicher Verbreitung von Mitosen darin. Choronschitzki sah manchmal zwei Tochterzellen noch durch eine Protoplasmabrücke mit einander verbunden und so gelagert, dass die eine dem Mesodermbelage, die andere dem verdichteten Mesenchymgewebe der zukünftigen Milz angehört. „Es unterscheidet sich also“, schliesst Choronschitzki, „die Entstehung der Milz bei dem Schafe in keiner Weise von dem entsprechenden Verhalten bei anderen Vertretern der Wirbel-

1) a. a. O. S. 236.

thiere. Auch beim Schafe hat die erste Anlage der Milz weder mit dem Entoderm, noch mit dem Pancreas irgend etwas zu thun" [1]).

III.

Im obigen habe ich, unter Berücksichtigung der einschlägigen Literaturangaben, eine Reihe von Befunden mitgetheilt, und es war mein Bestreben dahin gerichtet, bei der Darstellung thunlichst objectiv vorzugehen; besonders wichtig erscheinende literarische Nachweise sind, um Missverständnissen vorzubeugen, in extenso reproducirt worden. Es erübrigt, das Ergebniss vorliegender Untersuchung kurz zusammenzufassen. Im wesentlichen ist der Entwickelungsgang der Milz der gleiche bei allen Amnioten, vorkommende Unterschiede treten an Bedeutung zurück.

In der gleichen Weise für alle von mir untersuchten Geschöpfe muss ich mit der grössten Entschiedenheit in Abrede stellen eine Betheiligung des Pancreus an der Bildung der Milz mittelst Abschnürung von Drüsenröhren (Woit), und als unerwiesen bei den Amnioten erachte ich gleichzeitig das Vorkommen einer Auswanderung von Entodermzellen in das Mesenchym überhaupt und in die Milzanlage im Besonderen (Choronschitzki). Ich habe nichts eruiren können, was eine solche Annahme zu stützen vermöchte.

Auf der anderen Seite vermag ich mich nicht einverstanden zu erklären mit der Ableitung der Milz aus dem Coelomepithel in jenem Sinne, wie die von Toldt und besonders von Bonnet versucht worden ist: weder bei den Säugethieren, noch bei den Sauropsiden kommt es vor, dass die Milz aus einer Epithelverdickung hervorginge, aussen vom Mesenchym verbleibend, aus welchem Gefässe in sie hineinwachsen würden. Im Gegentheil, die Milz gelangt zur Anlage unter dem Coelomepithel in dem Mesenchym, wo schon vor dem Auftauchen der Milzanlage Blutgefässe vorhanden sind. Ich will damit nicht sagen, das Coe-

1) Hier widerspricht Choronschitzki sich selbst: Bei allen übrigen Wirbelthieren anerkennt er das Vorkommen von Entodermzellen in der Milzanlage. Am bestimmtesten äussert er sich in dieser Beziehung bei der Beschreibung der Entwickelung der Milz von Salamandra maculosa (s. oben).

lomepithel habe überhaupt gar keinen Antheil an der Bildung der Milz bei den Amnioten — für eine Betheiligung des Coelomepithels sind schon meine Bilder von Reptilienembryonen ein klares Zeugniss —, allein diese Betheiligung gelangt in einer ganz anderen Weise zum Ausdrucke.

Schon mehrfach habe ich hervorgehoben, dass lange vor dem Auftreten der Milz das viscerale Coelomepithel in grosser Ausdehnung sehr beträchtliche Dicke gewinnt und dass aus den tiefen Lagen desselben massenweise Mesenchymzellen hervorgehen. Diese Erscheinungen lassen sich, wenn auch in minder auffallendem Grade, auch um die Zeit des Auftretens der Milz wiedererkennen, und zwar ebenso sehr am Orte der Entwickelung dieses Organes, wie an vielen anderen Stellen. Infolge dieser Thätigkeit des Coelomepithels kommt es nach und nach zu einer Mesenchymanhäufung um das Entoderm der Organe des Darmkanales und am Gekröse. Besonders bei den Säugethieren erfährt das Mesenterium dorsale des Darmes (an der Uebergangsstelle des Magens in das Duodenum) in einer gewissen Entwickelungsphase eine ausserordentliche Dickenzunahme, wobei die Grenze zwischen Coelomepithel und Mesenchym manchmal völlig verstreicht, sodass beide Gewebe stellenweise zu einer gemeinschaftlichen Zellenmasse werden. So erklärt sich diese Erscheinung in der Weise, dass die Zellen der tiefen Schichten des Coelomepithels sich sehr energisch vermehren und immer neue und neue Mesenchymzellen aus sich hervorgehen lassen, infolgedessen zwischen letzteren und ihrem Mutterboden (Coelomepithel) jede Grenze verschwindet. Späterhin, nach Ablauf der Periode gesteigerten Wachsthumes des Coelomepithels, emancipirt sich dieses sozusagen von neuem vor dem Mesenchym, bekommt eine es von letzterem trennende Grenze, wird aber zugleich bei weitem dünner; in dieser Zeit lässt sich die Milzanlage als verdichteter Mesenchymbezirk unterscheiden (vgl. die Entwickelung der Milz beim Schwein). Laguesse[1]) beschreibt analoge Erscheinungen bei den Fischen und zwar in frühen Stadien lange vor dem Erscheinen der Milz: „l'épithelium du coelome devient moins haut, perd ses limites et se confond plus ou moins complètement avec le mésenchyme sous-jacent. L'épithelium intestinal paraît alors

1) a. a. O. S. 15.

entouré d'un tissu peu épais, mais très dense . . . . ." Andere Autoren, welche die erwähnte Verdickung des Coelomepithels näher untersucht haben, erklären dieselbe für die Anlage der Milz selbst (Bonnet) oder als eine Erscheinung, welche für die Entwickelung der Milz specifisch ist (Choronschitzki), ohne dabei zu beachten, dass das sich vermehrende Coelomepithel vor allem Mesenchym hervorgehen lässt.

Die Meinung, die Milz der Vögel sei ein ausschliessliches Derivat jenes Coelomepithels, welches die Anlage der Milz im Augenblicke ihrer Entstehung bekleidet, ist schon aus dem einfachen Grunde nicht zulässig, weil die Coelomepithelzellen in ein Mesenchym auswandern, welches an Ort und Stelle zu jener Zeit schon vorhanden ist und in seiner Entstehung auf weit frühere Entwickelungsphasen zurückführt. Nimmt man also auch an, dass alle Rundzellen der Milzanlage aus dem Coelomepithel hervorgehen, welches um die betreffende Zeit die Milzanlage überzieht, so muss dennoch eine Ausnahme zugegeben werden in Bezug auf die verästelten Zellen, welche bereits differenzirte Mesenchymelemente darstellen, die sich schon lange vor dem Auftreten der Milz am Orte ihrer zukünftigen Anlage befunden haben. Nicht zu vergessen sind ausserdem zwei weitere Umstände: erstens unterscheidet sich das Coelomepithel über der Milzanlage in keiner Beziehung von dem gleichen Gewebe an vielen anderen Orten, und zweitens kommen an den Mesenchymzellen der in Rede stehenden Gegend Erscheinungen von Kerntheilung zur Beobachtung, welche auf jeden Fall dem gleichen Vorgange im Coelomepithel nicht nachstehen.

Es lässt sich somit die Milz in keiner Weise jenen Organen an die Seite stellen, welche unmittelbar und einzig und allein aus dem Coelomepithel hervorgehen, wie beispielsweise bestimmte Abschnitte des Secretionssystems, die Geschlechtszellen und die Müller'schen Gänge. Wir sehen z. B. bei der Entwickelung der Müller'schen Gänge eine wahre Einstülpung des Coelomepithels und dies Epithel behält seinen epithelialen Charakter und verliert nie seine Abgrenzung gegen das Mesenchym. Bei der Entwickelung der Milz hingegen handelt es sich um eine Zellabspaltung von dem Coelomepithel, wobei die abgelösten Zellen sofort dem Epithel fremd werden und von Elementen des sonstigen Me-

senchym nicht zu unterscheiden sind. Zählen wir ferner die Milz zu den Organen des Coelomepithels, so dürfen wir jedenfalls im Gegensatz zu ihr nicht von Abkömmlingen des Mesenchyms sprechen. Die bindegewebige Grundlage des Pancreas und die Hüllen des Duodenum entwickeln sich neben der Milz ganz in der gleichen Weise, wie die Milz, mit dem einzigen Unterschiede, dass die Zellemigration hier (insbesondere im Gebiete des Duodenum) viel energischer vor sich geht (vgl. meine Beschreibung der verschiedenen Enten- und Hühnerembryonen). Ich will damit sagen, dass das Gewebe der Milz sich ebenso differenzirt, wie die Hüllen (Bindegewebe, glatte Muskulatur) des Verdauungs- und Athmungsapparates. Wenn von der modernen Embryologie letztere als Gebilde des Mesenchyms angesehen werden, so muss das gleiche auch für die Milz Geltung haben[1]).

Warum bei der Entwickelung der Milz Zellgruppirungen und immer grösser werdende Zellanhäufungen gerade an der einen bestimmten Stelle zu Stande kommen, ist natürlich ebenso schwer zu erklären, wie alle sonstigen Erscheinungen ungleichmässigen Wachsthumes im Verlaufe der Ontogenese (Bildung des Medullarrohres, Entwickelung der Drüsen etc.). Auf jeden Fall ist das Gewebe der jugendlichen Milzanlage in histologischer Beziehung identisch mit dem Mesenchym des Darmkanales — es handelt sich um die nämlichen rundlichen Embryonalzellen, eingelagert in den Zwischenräumen zwischen verästelten unbeweglichen Zellelementen.

Meine Anschauung betreffs der Genese der Milz entspricht vollauf den bekannten Ermittelungen von Ph. Stöhr (24) über die Entwickelung der Darmlymphknötchen, nach denen (im Gegensatze zu Retterer) letztere genetisch völlig unabhängig sind von dem Entoderm. Es ist hier auch der Ort, daran zu erinnern, dass Stöhr schon damals eine Ableitung der Milz vom Entoderm als bedenklich hinstellte, trotz der unmittelbar vorher erschienenen Arbeiten v. Kupffer's und Maurer's. Stöhr wies unter anderem auf den Umstand hin, „dass in der Milz niemals epitheliale

1) Natürlich kann man die Milz auch ein Organ des Mesoderms nennen, wenn der Begriff des Mesoderms, wie dies von Einigen geschieht, in einem erweiterten Sinne aufgefasst und das ganze Mesenchym dazu gerechnet wird.

Geschwülste vorkommen, wie doch zu vermuthen wäre, wenn Theile der Milz epithelialen Ursprunges wären".

Ich komme damit zum Schlusse. Es scheint mir die Frage nach der Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmateriales bei den Amnioten nun als erledigt gelten zu dürfen. Was die Anamnia betrifft, so ist es, wie ich schon am Anfange dieser Arbeit betonte, sehr schwer, hier auf Grundlage der bisher vorliegenden Arbeiten zu einer positiven Ansicht zu gelangen — so weit auseinander gehen noch die Meinungen. Unzweifelhaft ist nur Eins: weitere Untersuchungen sind hier von Nöthen. Ich persönlich finde mich nicht geneigt, meine Befunde an höheren Wirbelthieren zu verallgemeinern und dieselben auf die Reihe der Anamnia zu übertragen. Es wäre jedoch zum mindesten sonderbar, wenn dieses Organ bei verschiedenen Wirbelthieren aus gänzlich verschiedenen Quellen hervorginge. Man darf sich durch die verschiedenen Meinungen der Autoren in diesem Punkte nicht irre machen lassen: liegen doch die Ansichten betreffs der Entwickelungsverhältnisse der Milz bei den Amnioten, wie wir gesehen haben, ebenfalls weit auseinander, und nichts destoweniger ist es uns gelungen, die Entstehung des Organes überall aus einer und der nämlichen Quelle mit vollster Sicherheit zu verfolgen.

Auf Grundlage eigener Untersuchungen und der vorhandenen Literaturangaben finden sich in nachstehender Tabelle die Zeitpunkte des Auftauchens der Milz bei einer Reihe von Thierspecies zusammengestellt. Es könnte diese Zusammenstellung die Aufgabe späterer Forscher bei der Auswahl des Materiales erleichtern.

Freiburg im Breisgau, März 1900.

Die Zeit der Entstehung der Milz bei verschiedenen Wirbelthieren.

Ammocoetes Planeri (v. Kupffer) — Ges. Länge 3—5 mm.
Acanthias (Laguesse) — Ges. Länge 20—25 mm.
Acipenser (v. Kupffer) — Embryo vom 4. Tage nach dem Ausschlüpfen.
Trutta fario (Laguesse) — Ges. Länge 10—12 mm (50—60 Tage nach der Befruchtung.
Triton taeniatus (Woit) — Mund-After 5,5 mm.

Siredon pisciformis (Woit) — Mund-After 4,6 mm.
Alytes obstetricans (Kraatz) — Ges. Länge 7 mm.
Rana temporaria (Maurer) — Mund-After 6 mm.
" " (Woit) — Mund-After 5 mm.
Lacerta viridis (Janošik) — Embryo von 6 Tagen.
Passer domesticus (Woit) — In der zweiten Halfte des 4. Tages.
Columba domestica (Woit) — In der zweiten Hälfte des 4. Tages.
Gallus domesticus (Woit) — In der zweiten Häfte des 5. Tages.
" " (Tonkoff) — In der zweiten Hälfte des 4. Tages.
Anas domestica (Tonkoff) — In der Mitte des 5. Tages.
Sus domesticus (Tonkoff) — Ges. Länge 14 mm.
Homo sapiens (Toldt) — Embryo von 37 Tagen.
" " (Tonkoff) — Embryo von 32—33 Tagen. St.-Nl. 11,5 mm. (Zwischen Fig. 15 und 16 nach His.)

Literatur-Verzeichniss.

1. Peremeschko, Ueber die Entstehung der Milz. Sitz.-Ber. der math.-nat. Classe d. Akad. Wien Bd. LVI. 1867.
2. Götte, A., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals beim Hühnchen. Tübingen 1867.
3. Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
4. Toldt, C., Die Darmgekröse und Netze im gesetzmässigen und gesetzwidrigen Zustand. Denkschr. d. Akademie der Wissensch. Math.-nat. Classe Bd. 56. Wien 1889.
5. Maurer, F., Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Jahrbuch Bd. XVI. 1890.
8. Laguesse, E., Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Thèse de Paris. 1890.
7. Kupffer, C. v., Ueber die Entwickelung von Milz und Pankreas. Münch. medicin. Abhandlungen. München 1892.
8. Derselbe, Ueber das Pankreas bei Ammocoetes. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München. 1893.
9. Laguesse, E., La rate est elle d'origine entodermique ou mésodermique? Bibliographie anatom. T. II. 1894.
10. Janošik, J., Le pankreas et la rate. Bibliogr. anatom. T III. 1895.
11. Kraatz, A., Zur Entstehung der Milz. Inaug.-Diss. Marburg 1897.
12. Woit, O., Zur Entwickelung der Milz. Anatom. Hefte Bd. IX. 1897.
13. Choronschitzky, B., Die Entstehung der Milz, der Leber, der Gallenblase und des Pankreas bei den verschiedenen Wirbelthieren. Dissert. Moskau (russisch) 1898.
— Derselbe, Entstehung der Milz und des dorsalen Pankreas beim Necturus. Compt.-Rend. XII Congrès internat. méd. Moscou 1897. Vol. 2. 1899.

14. Bonnet, R., Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere. Berlin 1891.
15. Minot, Ch. S., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe von Dr. Kaestner. Leipzig 1894.
16. Schultze, O., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.
17. Kollmann, J., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
18. Hertwig, O., Die Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1900.
19. Minot, Ch. S., Gegen das Gonotom. Anat. Anzeiger Bd. IX.
20. Keibel, Fr., Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. I. Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Jena 1898.
— Derselbe, Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1891.
— Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1896.
21. Weber, Zur Entwickelungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern. Freib. Dissert. Jena 1898.
22. Schmidt, H., Ueber die Entwickelung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschlicher Embryonen. Morphol. Arbeiten von G. Schwalbe Bd. VIII, H. 2.
23. His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. I. Leipzig 1880.
24. Stöhr, Ph., Ueber Mandeln und Balgdrüse. Virchow's Archiv Bd. 97. 1884.
— Derselbe, Ueber die Lymphknötchen des Darmes. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XXXIII.
— Derselbe, Die Entwickelung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift. Zürich 1891.
— Derselbe, Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana tempor. Morph. Jahrbuch Bd. XXIII. 1895.
— Derselbe, Ueber die Entwickelung der Darmlymphknötchen. Verhandl. der anat. Gesellschaft. 1897.
— Derselbe, Ueber die Entwickelung der Darmlymphknötchen und über die Rückbildung von Darmdrüsen. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. LI. 1898.
25.[1] Ruffini, A., Sullo sviluppo della milza nella Rana esculenta. Monit. Zool. Ital., Anno 10.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII, XVIII u. XIX.

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen. Mit einigen (besonders bezeichneten) Ausnahmen stellen dieselben Querschnitte von Embryonen dar, welche durch die

1) Die Arbeit war mir nicht zugänglich.

Gegend der sich entwickelnden Milz hindurchgehen. Genauere Erklärungen finden sich im Texte

In allen Figuren bedeutet:

ce = viscerales Coelomepithel. — *d* = Duodenum. — *l* = Cranialer Lebergang. — *mb* = Membrana basilaris. — *md* = Mesentrium dorsale. — *m* = Milzanlage. — *ms* = Mesenchym. — *pd* = Pancreas dorsale. — *p* = Pancreas. — *u* = Ureier. — *v* = Vena omphalo-mesenterica. *x* = Uebergangsstelle des Coelomepithels in das Mesenchym.

Fig. 1. Lacerta agilis. Embryo II. Vergr. 400 : 1.

Fig. 2. Lacerta agilis. Embryo III. Vergr. 500 : 1.

Fig. 3. Sus domesticus. Embryo III. Viscerales Coelomepithel des Mesenterium dorsale an der Uebergangsstelle des Magens in das Duodenum. Vergr. 500 : 1.

Fig. 4. Crocodilus biporcatus. Embryo I. Vergr. 130 : 1.

Fig. 5. Lacerta agilis. Embryo I. Vergr. 115 : 1.

Fig. 6. Gallus domesticus. Embryo von 3 Tagen 21 Stunden. Viscerales Coelomepithel über dem Pancreas dorsale. Vgr. 550 : 1.

Fig. 7. Anas domestica. Embryo von 4 Tagen $1^3/_4$ Stunden. Das viscerale Coelomepithel über der Stelle der späteren Milzentwickelung. Vergr. 550 : 1.

Fig. 8. Homo sapiens. Embryo V. Theil eines Querschnittes durch die Milzanlage, dargestellt auf Fig. 7 im Text. Vergr. 500 : 1.

Fig. 9. Sus domesticus. Embryo II. Viscerales Coelomepithel des Mesenterium dorsale des Darmes. Verg. 500 : 1.

Fig. 10. Gallus domesticus. Embryo von 3 Tagen 21 Stunden. Die allererste Milzanlage. Vergr. 550 : 1.

Fig. 11. Anas domestica. Embryo von 4 Tagen 17 Stunden. Die junge Milzanlage. Vergr. 400 : 1.

Fig. 12. Anas domestica. Embryo von 4 Tagen $8^1/_2$ Stund. Vgr. 130 : 1.

Fig. 13. Anas domestica. Embryo von 4 Tagen $21^1/_2$ Stund. Vgr. 130 : 1.

Fig. 14. Anas domestica. Embryo von 4 Tagen 18 Stund. Vgr. 130 : 1.

Fig. 15. Crocodilus biporcatus. Embryo II. Viscerales Coelomepithel über der Milzanlage. Vergr. 500 : 1.

Fig. 16. Sus domesticus. Embryo VI. Schnitt durch die Milzanlage. Vergr. 130 : 1.

Fig. 17. Gallus domesticus. Embryo von 3 Tagen 15 Stunden. Die junge Milzanlage. Vergr. 550 : 1.

Fig. 18. Anas domestica. Embryo von 5 Tagen 3 Stunden. Viscerales Coelomepithel über der Lungenanlage. Vergr. 550 : 1.

Fig. 19. Derselbe Embryo. Die Milzanlage bei 130 : 1.

Fig. 20. Derselbe Embryo. Viscerales Coelomepithel über dem Pankreas dorsale. Vergr. 550 : 1.

Fig. 21. Derselbe Embryo. Viscerales Coelomepithel über der Milzanlage. Vergr. 550 : 1.

(Aus dem Laboratorium des Instituts für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie der Universität Würzburg.)

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachier, insbesondere nach Untersuchungen an jüngeren Embryonen von Torpedo marmorata.

(Mit specieller Berücksichtigung des Kopfmesoderms und der Gefässentwicklung.)

Von

Dr. med. **J. Emmert,** appr. Arzt.

Hierzu Tafel XX und 38 Textfiguren.

Die Anregung zu den hier mitgetheilten Untersuchungen verdanke ich dem früheren Prosector des Instituts für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie Herrn Dr. Sobotta. Demselben bin ich für die Ueberlassung des werthvollen Materials [1]), sowie für die freundliche Unterstützung bei Anfertigung der Untersuchungen zu Dank verpflichtet [1]).

Die Entwicklungsgeschichtliche Torpedomarmorata erschien aus mehreren Gründen einer näheren Untersuchung werth.

Embryonen, auch jüngere dieses Thieres sind zwar nicht gerade selten, aber doch weit weniger häufig als diejenigen von Torpedo ocellata. Daraus erklärt es sich wohl, dass, so viel mir bekannt ist, noch keine Stadienbeschreibungen solcher Embryonen vorliegen. Ferner gewann Torpedo marmorata noch dadurch an Interesse, dass Dohrn (5) vor etwa 9 Jahren eine vorläufige Notiz hat erscheinen lassen, in der er mittheilt, dass

1) Das Material wurde von Herrn Dr. Sobotta auf der Zoologischen Station zu Neapel gesammelt. Derselbe lässt durch mich sowohl der Leitung dieses Instituts für die Bemühungen bei Beschaffung des Materials als auch der Gräfin Bosestiftung in Berlin für das von ihr Herrn Dr. Sobotta bewilligte Reisestipendium seinen Dank aussprechen.

Embryonen der Torpedo marmorata im Stadium F nach Balfour (2) eine sehr grosse Zahl echter Urwirbel im Kopftheil besässen, welche sich bis in die Prämandibularregion erstrecken sollten. Endlich kommt in Betracht, dass Keime und Embryonen von Torpedo marmorata viel grösser sind und viel übersichtlichere Verhältnisse zeigen, als gleichweit entwickelte von ocellata.

Material und Methode.

Die untersuchten Embryonen von Torpedo marmorata waren zwei Mutterthieren entnommen worden. Das eine Thier enthielt ganz junge (ungefähr Stadium D Balfour's entsprechend), das andere etwas ältere Embryonen, doch waren die einzelnen Individuen jeder Gruppe im Grad der Entwicklung ziemlich verschieden, so dass ich eine einigermaassen zusammenhängende Reihe von Stadien zur Verfügung hatte.

Die Embryonen waren theils mit Platinchloridsublimat nach Rabl, theils mit Sublimat unter ca. 10% Eisessigzusatz konservirt. Die erste Konservirung ergab weit bessere Resultate. Die mit Platinchloridsublimat behandelten Thiere waren zumeist bereits mit Alaunkochenille im Stück gefärbt. Die mit Sublimat-Essigsäure konservirten färbte ich theils mit Boraxkarmin im Stück, theils mit Böhmer'schem Hämatoxylin (Schnittfärbung).

Vor der Stückfärbung und Einbettung (Paraffin) wurden die Embryonen bei 15 facher Vergrösserung im auffallenden Licht von Herrn Dr. Sobotta photographirt.

Die Schnittdicke betrug in allen Serien 10 μ. Von Torpedo marmorata wurden nur Querschnitte angefertigt, da die meisten Embryonen für Längsschnitte ungeeignet waren.

Meine Beschreibung stützt sich hauptsächlich auf 4 Embryionen der Torpedo marmorata aus den Stadien D, F, G und H Balfour's.

Ich werde diese 4 Embryonen mit den Ziffern I, II, III, IV bezeichnen.

Die übrigen untersuchten Embryonen waren theils gleichaltrig, theils zeigten sie nur geringe nicht besonders erwähnenswerthe Altersabweichungen.

Die Oberflächenbilder der Embryonen sind auf Tafel XX abgebildet, und zwar dienten die Photographien derselben un-

mittelbar als Grundlage für die Abbildungen. Die Photographie von I zeigte wenig Details, da dieser Embryo erst nach der Stückfärbung (mit Alaunkochenille) photographirt wurde, was der rothen Färbung wegen trotz Verwendung rothempfindlicher Platten nicht besonders gut gelang[1]). Bei jedem der 4 Embryonen werde ich angeben, wie viel Schnitte die betreffende Serie enthielt, ferner bei jeder Textfigur den wievielten Schnitt der Serie sie darstellt.

Vor Einbettung und nach der Färbung wurden sämmtliche Embryonen in durchfallendem Licht unter dem Mikroskop betrachtet und skizzirt.

Stadienbeschreibung der Embryonen I—III nebst Bemerkungen über Kopfmesoderm und Gefässbildung.

Embryo I = Stadium D Balfour-Ziegler (1).

Der jüngste Embryo von Torpedo marmorata, von dem ich eine vollständige Serie besitze, entspricht dem Stadium D nach Balfour (2)-Ziegler (35) und war vor der Einbettung 2,3 mm lang.

Das Oberflächenbild (Fig. 1, Tafel XX) zeigt folgendes: Die Medullarrinne ist im grössten Theile ihrer Länge weit offen. Nur am hinteren Ende des vorderen Drittels liegen die beiden Medullarfalten auf eine kurze Strecke hin einander an. Von dieser Stelle aus divergiren sie stark nach vorne, schwächer nach hinten. Am vordersten Ende des Embryos nähern sich die Medullarfalten nochmals sehr stark.

Eine Krümmung des Kopftheils ist nicht vorhanden. Das Hinterende des Embryos ragt frei über die Keimscheibe hinaus. Durch eine flache Inzisur ist der überragende Theil unvollständig in 2 Schwanzlappen getheilt.

Die Zahl der deutlich abgegrenzten Urwirbel beträgt 10. Die Zählung habe ich sowohl am unzertheilten Embryo bei durchfallendem Licht vorgenommen als auch an der Querschnittserie controlirt. Beide Methoden ergaben dieselben Resultate, auch zeigt die bei durchfallendem Licht angefertigte Skizze des noch

1) Ueber die Technik der Aufnahmen siehe Sobotta, Ueber die Verwerthung von Mikrophotographien etc. Intern. Photogr. Monatsschrift für Medicin. München 1899.

nicht geschnittenen Embryos den vordersten Urwirbel an derselben Stelle, an welcher er nach den an der Querschnittserie angestellten Beobachtungen liegen muss.

Vor dem ersten dieser 10 deutlich abgegrenzten Urwirbel findet man bei Durchsicht der Serie eine ganze Reihe im dorsalen Theil des Mesoderms gelegener Höhlen. Dieselben sind in diesem Stadium jedenfalls noch von echten Urwirbeln deutlich zu unterscheiden, so ähnlich die betreffenden Höhlungen auch echten Urwirbelhöhlen sind.

Nach Sewertzoff (27) würden sie später noch zu echten Urwirbeln werden, da die Bildung neuer Urwirbel nach diesem Autor nicht nur cadualwärts fortschreitet, wie dies allgemein angenommen wird, sondern auch rostralwärts.

Die ersten 28 Schnitte der Serie I bestehen aus zwei getrennten Hälften, deren jede einen Querschnitt durch eine der beiden Medullarfalten repräsentirt. Die Medullarfalten überragen also den übrigen Theil des Embryokörpers nach vorne beträchtlich weit. In Figur 1 ist der 25. Schnitt abgebildet. Die Aus-

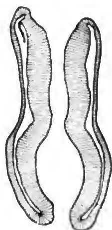


Fig. 1. Schnitt 25. Vergr. 25 mal.

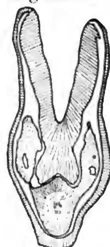


Fig. 2. Schnitt 37. Vergr. 25 mal.

buchtung des ventralen Theils ist die Anlage der Augenblase, wie sich durch Vergleich mit den folgenden Stadien ergiebt. Ziegler (34) erwähnt die Anlage der Augenblase bei Torpedo ocellata erst im Stadium F; Stadium E befindet sich nicht unter den von ihm beschriebenen.

Auch die Anlage der Nervenleiste ist in Figur 1 (wenigstens links) deutlich zu sehen. Sie besteht aus einer Reihe von Zellen, welche von dem oberen Ende der Medullarrinnenwand sich ventralwärts erstrecken. Diese Zellreihe ist links bis zum 33. Schnitt zu verfolgen.

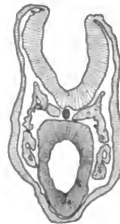
Fig. 2 zeigt den 37. Schnitt. Es ist dies einer der ersten, welcher Entoderm und Mesoderm enthält.

Das Entoderm lässt von seinem kranialen Ende an Darmentoderm und Chorda-Anlage unterscheiden. Letztere sitzt dem Darmentoderm als eine mediane Erhebung breit auf. Das Darmentoderm enthält an dieser Stelle kein Lumen, vielmehr liegt das Vorderende der Darmhöhle ziemlich weit von Fig. 2 entfernt.

Das Mesoderm präsentirt sich in genanntem Querschnitt in Gestalt zweier flügelartiger Fortsätze, welche dorsal und lateral vom Entoderm liegen. Rechts steht das Mesoderm mit dem Entoderm in Verbindung, links erfolgt diese Vereinigung erst im caudalwärts sich anschliessenden Schnitte. In den cranialwärts von Fig. 2 liegenden Schnitten sind Mesoderm und Entoderm ganz getrennt.

In dem zwischen Fig. 2 und Fig. 3 liegenden Theile der Serie wird die Verbindung des Mesoderms mit dem Entoderm zunächst breiter, das Mesoderm dehnt sich weiter ventralwärts entlang der lateralen Seite des Entoderms aus. Der Zusammenhang der beiden Keimblätter findet indessen nur längs einer ziemlich kurzen Strecke statt, er endet am rostralen Ende der Darmhöhle. Das Mesoderm wird dabei schnell schmäler, besonders in seinem ventralen Theil, und gewinnt so die Gestalt, in welcher wir es in Fig. 3 erblicken.

Die rostral vom Vorderende des Darmkanales liegenden Querschnitte des Mesoderms enthalten eine Anzahl Lumina, deren Anordnung im Allgemeinen der der Hohlräume in den Figuren 9—15 in Dohrn's (5) „XV. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers“ sehr ähnlich ist. Es gehört nun dieser Mesodermabschnitt der mandibularen und prämandibularen Region an. Vergl. Sewertzoff (27) S. 224 ff., sowie Ziegler (34), welcher ein Oberflächenbild des von Sewertzoff untersuchten Stadiums D der Ocellata giebt.


Fig. 3. Schnitt 48. Vergr. 25 mal.

In der Mandibulargegend der T. ocellata entwickelt sich nach Sewertzoff (27) eine dorsale Kopfhöhle, die Mandibularhöhle. Diese gewinnt bald eine eigenthümliche Form, indem sie sich in eine Haupthöhle und 2 Divertikel gliedert. Die Wände der

mandibularen Höhle gehen ventralwärts in das Kieferbogenmesoderm über.

Später als die dorsale und mandibulare entsteht die prämandibulare Höhle, hinter der mandibularen liegt die supraspirakulare, welche sich ihrerseits früher als die mandibulare anlegt.

Diese Ergebnisse Sewertzoff's (26, 27) stimmen mit den Angaben Dohrn's (5) und Killian's (13) nicht überein. So behauptet Dohrn in der XV. Studie das Vorhandensein von 4 prämandibularen Segmenten (*u*, *v*, *w*, *x* bei Dohrn). Sewertzoff weist nun (27) nach, dass erstens die 4 „prämandibularen" Somiten Dohrn's der Mandibularzone zugehören; zweitens, dass die Gebilde, welche Dohrn (5) auf seinen Figuren 4, 5, 6, 7 als Sagittalschnitte dieser 4 „Somiten" abbildet, gar nicht selbstständige Formationen sind, sondern nur Schnitte theils durch die Haupthöhle (*u*), theils durch die Divertikel (*x*) der dorsalen Mandibularhöhle, theils auch durch Erweiterungen der Mandibularbogenhöhle (*v*, *w* Dohrn's). Sewertzoff identfizirt also Dohrn's vier prämandibulare Somiten mit der Mandibularhöhle; die wahre prämandibulare Höhle hat Dohrn nach ihm wahrscheinlich nicht gesehen (27).

Killian (13) beschreibt 3 mandibulare Somiten, welche Sewertzoff (27) ebenfalls zu seiner mandibularen Höhle reduzirt, da er die Grundsätze, nach welchen Killian die Zertheilung des mandibularen Mesoderms in Somiten vornimmt, nicht anerkennt.

Bei der von mir untersuchten Torp. marm. mit 10 Urwirbeln finde ich nun im mandibularen Mesoderm eine grosse Höhle, welche mit der dorsalen mandibularen Kopfhöhle Sewertzoff's in allem übereinstimmt.

Durch Rekonstruktion auf Millimeterpapier überzeugte ich mich, dass die von mir gefundene Höhle aus einem ventralen Hauptheil und einem dorsalen Divertikel, dessen oberes Ende caudalwärts umgebogen ist, besteht. — Ventral- und caudalwärts setzt sich die Höhle in eine ventrale mandibulare Kopfhöhle fort. Der Querschnitt der letzteren ist auf Fig. 3 am ventralen Ende der Seitenplatte noch zu sehen. Die mandibulare Kopfhöhle der Torpedo marmorata bildet sich also etwas früher aus als die der Torpede ocellata (vergl. Sewertzoff, 27). Da die mandibulare dorsale Kopfhöhle bei der Torp. marm. von 10 Urwirbeln schon

gut entwickelt ist, so müssen, wenn Sewertzoff's Annahmen über die Segmentirungsvorgänge im dorsalen Mesoderm richtig sind, die caudal zwischen ihr und dem ersten gut abgegrenzten Urwirbel gelegenen Somiten, bezw. Segmente ebenfalls schon angelegt sein. Ich kann in der That zwischen der Mandibularhöhle und dem ersten nach vorn und hinten gut abgegrenzten Urwirbel mindestens 6 Hohlräume im dorsalen Mosoderm zählen, von denen die weiter hinten gelegenen ziemlich geräumig und von concentrisch gestellten Zellen begrenzt sind (s. o. pag. 462).

Der Versuch, den Bau des vorderen Mesoderms noch näher zu untersuchen, dürfte bei einer Querschnittserie auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen; ich verlasse daher dieses Thema, wobei ich nur noch kurz erwähnen will, dass auch eine zweite ventrale Kopfhöhle in dem vorliegenden Stadium schon vorhanden ist. Ihren Querschnitt finden wir in Fig. 3 beiderseits dorsal von dem der ersten ventralen Kopfhöhle.

Den übrigen Theil der Serie will ich an der Hand der Textfiguren kurz beschreiben. Dieselbe enthält weder für die Verhältnisse des Kopfmesoderms noch über Gefässbildung Bemerkenswerthes. Bei Fig. 3 habe ich noch darauf aufmerksam zu machen, dass der ventrale Theil des Darms in einer tiefen Ausbuchtung der unteren Körperwand liegt, ein Verhältniss, welches sich auch weiter vorne bis fast zum Ende des inneren Keimblattes findet (Fig. 2). — Einige Schnitte hinter Fig. 3 verschwindet die Ausbuchtung.

Die der Kiemenregion entsprechende Erweiterung des Darms ist an den auf Fig. 3 folgenden Schnitten leicht nachzuweisen.

Figur 4 liegt einige Schnitte hinter der Vereinigungsstelle des inner- und ausserembryonalen Ektoderms. Die Medullarrinne ist beträchtlich seichter und schmäler geworden, ihr dorsaler Eingang ist sehr eng. Nicht weit vor Figur 4 liegen die Medullarfalten auf eine kurze Strecke mit ihren Firsten einander an. Die kleinen Lumina im ventralen Mesoderm der Fig. 4 sind Querschnitte durch das Vorderende des Coeloms. In der cranial von Figur 4 gelegenen Parthie des ventralen Mesoderms finden sich eine Anzahl

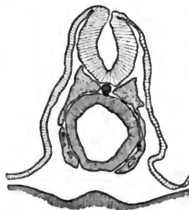


Fig. 4. Schn. 82. Vgr. 25 mal.

kleiner unregelmässiger Hohlräume, welche mit dem Coelom nicht in Verbindung stehen.

Die kleine mediale Erhebung auf dem Dotter in Fig. 4 ist ein Querschnitt durch den ventralen Theil der Darmrinne, und es findet denn auch wenige Schnitte hinter Fig. 4 die Vereinigung mit dem innerembryonalen Entoderm statt. Eine Verschmelzung der beiden Seitenplatten vor der vorderen Darmpforte besteht in diesem Stadium noch nicht.

Die Gestalt des Darmquerschnitts ist in dem hinter der Darmpforte gelegenen Theil des Embryos zunächst die in Fig. 5 abgebildete. Den Boden des breiten ventralen Theils bildet eine Lage cubischer Epithelzellen. Ueber diesem ventralen Theil des Darmes liegt ein schmales Mittelstück, dem sich der rundliche dorsale Abschnitt anschliesst; in die beiderseitig so entstehende Bucht legt sich ein Theil des Coeloms.

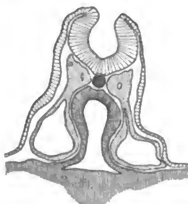


Fig. 5. Schnitt 105. Vergr. 25 mal.

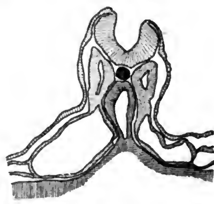


Fig. 6. Schnitt 129. Vergr. 25 mal.

Figur 5 geht durch den vorderen Theil des am weitesten cranial gelegenen der 10 völlig isolirten Urwirbel.

Das Coelom nimmt caudalwärts an Grösse schnell zu, indem es sowohl breiter wird, als sich auch immer weiter dorsal erstreckt. Entsprechend der Verbreiterung des Coeloms wird der Darm immer schmäler, besonders in seinem dorsalen und ventralen Abschnitt. Die Folge davon ist, dass die Gliederung des Darmquerschnitts in drei verschieden breite Abschnitte sich verliert (s. Fig. 6).

Fig. 6 stellt einen Schnitt dar, welcher etwa in der Mitte des Embryos liegt und beiderseits die Höhle des 3. Urwirbels trifft. Etwa 10 Schnitte vor Fig. 6 vereinigen sich peristomales und gastrales Mesoderm. Das Coelom besitzt in Fig. 6. schon nicht mehr die Ausdehnung, wie in den cranialwärts davon

liegenden Schnitten. Von Fig. 6 an wird es caudalwärts sehr schnell schmäler. An manchen Stellen berühren sich Splanchnopleura und Somatopleura schon, so dass im Querschnitt ringförmige Gebilde entstehen, wie sie z. B. Fig. 7 aufweist. In Fig. 8 ist das Coelom verschwunden. Der Darm ist beträchtlich breiter und niedriger geworden, unten ist er jetzt nicht mehr vom Epithel abgeschlossen, sein Boden wird vom Dotter gebildet. Die Medullarrinne konnte, wie das Oberflächenbild zeigt, am nicht eingebetteten Thier unmöglich so flach sein, wie sie Fig. 8 und 9

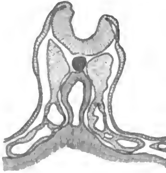


Fig. 7. Schnitt 136. Vergr. 25 mal.

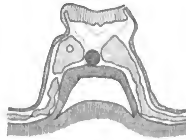


Fig. 8. Schnitt 194. Vergr. 25 mal.

abbilden, sie muss während der Einbettung etwas abgehoben sein [1]).

Figur 9. Der bestreffende Schnitt geht durch den frei über die Keimscheibe hinausragenden Theil des Embryos. Die Chorda beginnt, sich in eine Rinne des Darmentoderms einzusenken. Einige Schnitte weiter hinten verschmilzt der in der Rinne liegende Theil der Chorda mit dem Darmentoderm, noch weiter caudal verschwindet die Chorda ganz, und unmittelbar darauf erfolgt die

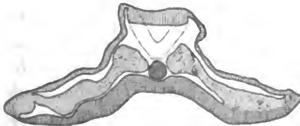


Fig. 9. Schnitt 220. Vergr. 25 mal.

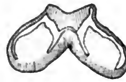


Fig. 10. Schnitt 239. Vergr. 25 mal.

Theilung des Schnittes in zwei getrennte Hälften. Fig. 10 liegt gerade vor der Theilungsstelle, sie zeigt das Mesoderm mit dem Darmentoderm in Verbindung.

---

1) Die punktirte Linie dürfte die richtige Stellung andeuten.

Kopfmesoderm des Pristiurus von 11 Somiten.

Der an Längsschnitten untersuchte Embryo, an welchem ich die in Nachstehendem mitgetheilten Untersuchungen angestellt habe, gehört nicht mehr genau dem Stadium D Balfour's an, welchem nur 10 Somiten zukommen. Indessen unterscheidet sich der Embryo von 11 Urwirbeln äusserlich nicht von dem von 10 Urwirbeln, insbesondere besitzen beide genau die gleiche löffelförmige, flache Verbreiterung des vorderen Theiles des Centralnervensystems.

Balfour (2) bildet Querschnitte des Stadiums D auf Tab. IX seines Werkes ab.

Der vorderste Theil des Mesoderms ist nach ihm solide (Balfour (2) Tab. IX, Fig. 5), etwas weiter hinten, neben dem Vorderende des Darmlumens besitzt es eine geräumige Höhle (2. Tab. IX, Fig. 3 b), welche mit dem Coelom zusammenhängt. Nach Rabl (21, S. 231) setzt sich die von Balfour beschriebene Höhle durch ein schmales Uebergangsstück mit der Höhle des

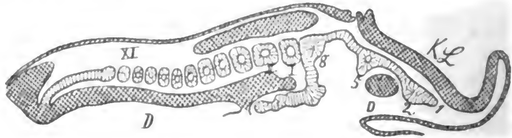


Fig. 11. Sagittalschnitt durch einen Pristiurus von 11 Somiten. Leitz Oc. I. Object. 3. *D* = Darmwand, *KL* = Kopflöffel, *I—XI* = Somiten, *1*, *2*, *5*, *8* siehe Text.

vordersten Urwirbels in Verbindung und kommunizirt mit dem schmalen Spalt zwischen den beiden Platten des Mesoderms. Das im Bereiche dieser Höhle gelegene Mesoderm zerfällt nun nach Rabl (21) in dem Stadium mit 22 Urwirbeln in 3 Theile. Der erste ist die 2. Kopfhöhle Balfour (2), der zweite die 3., der 3. Theil trennt sich nicht vollständig vom zweiten. Die erste Kopfhöhle Balfour (2) entsteht gesondert von den beiden anderen aus einem sichelförmigen Fortsatz des Mesoderms. Sie vereinigt sich später mit der anderen Körperseite durch einen engen Gang.

Bei dem von mir untersuchten[1]) Pristiurus des Stadiums

1) Die von mir benutzten Pristiurus-Embryonen wurden mir

D—E zähle ich an Sagittalschnitten 11 beiderseits von einander abgegrenzte Urwirbel (Fig. 11 I bis XI).

Der vorderste dieser Reihe (Fig. 11 I) liegt etwa um das $2^1/_2$fache seiner Länge von dem Hinterrand des löffelförmigen Kopftheiles entfernt. Durch Verfolgen der Sagittalserie findet man, dass im Bereiche des Kopflöffels der Darm nach oben und den Seiten sich stark erweitert (Fig. 11 D). Nach vorne von dieser Verbreiterung endet der Darm mit einem schmalen spitz zulaufenden Abschnitt.

Im vordersten Theil des Mesoderms kann ich nun weder auf Quer- noch auf Sagittalschnitten eine so ansehnliche, einheitliche Höhle, wie ich sie nach Balfour (2) erwartet hätte, sehen. Die Untersuchung der betreffenden Sagittalschnitte ergiebt, dass 2 kleine gut unterscheidbare, im Längsschnitt ovale Höhlen hinter einander im cranialen Endtheile des Mesoderms liegen (Fig. 12, *2* u. *3*). Von der vorderen dieser Höhlen (*2*) geht ein feiner Spalt (*s*) caudalwärts bis in die Nähe der anderen Höhle (*3*), ob er in sie einmündet, blieb mir zweifelhaft. Die hintere Höhle (*3*) liegt über der vorderen Hälfte der Darmausbuchtung. Caudalwärts setzt auch sie sich in einen feinen Spalt fort. Dieser (*s'*) erstreckt sich bis in die Mitte eines Bezirkes, welcher von radiär gestellten Zellen begrenzt ist (Fig. 12, *4*). Er liegt nach vorne und lateral von der Kuppe des erweiterten Darmtheils. Am caudalen Abhange dieses Darmabschnittes ist ein zweites derartiges Gebilde sehr deutlich zu sehen (Fig. 11, *5* und Fig. 12, *5*).

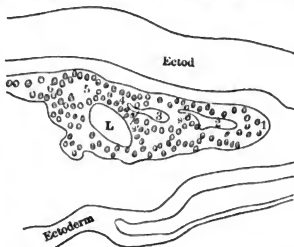


Fig. 12. Theil eines Sagittalschnittes durch denselben Pristiurus, dem Fig. 11 entnommen ist, bei stärkerer Vergr. Der in Fig. 12 dargestellte Schnitt liegt weiter lateral als der in Figur 11 dargestellte. *L* = Lücke im Mes. entspr. der Verbreiterung des Darms (vgl. *D* in Figur 11), *1—6*, *s* u. *s'* siehe Text.

An dieses schliessen sich caudalwärts noch drei weitere an;

---

ebenfalls von Herrn Dr. Sobotta conservirt überlassen. Sie stammen gleichfalls aus Neapel.

das vorderste derselben ist in Figur 12 zu sehen (*6*), das hinterste in Figur 11 (*8*).

Es ist also in diesem Stadium das vor dem vordersten gut abgegrenzten Somiten gelegene Mesoderm in 7 Abschnitte, Segmente, gegliedert. Die beiden vordersten derselben sind jedenfalls die Anlagen der 2. und 3. Kopfhöhle. Die 1. Kopfhöhle wird sich aus der in Fig. 11 und 12 mit *1* bezeichneten Parthie des Mesoderms später entwickeln.

Auf die Frage, wie die Segmente 4—8 aufzufassen sind, gehe ich nicht ein, ich will hier nur nochmals auf die von Sewertzoff (27) aufgestellte Behauptung hinweisen, dass die Segmentirung des Mesoderms zu Urwirbeln bei Torpedo in caudaler und rostraler Richtung fortschreitet, sowie darauf, dass Sewertzoff (27) die 1., 2., 3. Kopfhöhle der Squaliden für homolog mit dem prämandibularen, mandibularen, spirakularen Segment von Torpedo erklärt.

Embryo = Stadium II. F. Balfour-Ziegler.

Das Oberflächenbild Fig. 2, Tafel XX des untersuchten Embryos unterscheidet sich wenig von dem des von Ziegler (34) als Repräsentanten des Stadiums F.-Balfour's abgebildeten.

Die Aufrichtung der Schwanzlappen ist, wie der Vergleich meiner Abbildungen 1 und 2 zeigt, gegenüber dem Stadium D ziemlich weit fortgeschritten. Am vordersten Ende ist rechts die Augenblase sichtbar; dahinter liegt eine zweite flache Vorwölbung, welche nach Ziegler (34) die Kiemengegend andeutet.

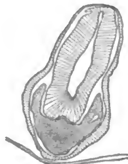


Fig. 13. Schnitt 32. Vergr. 25 mal.

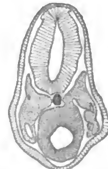


Fig. 14. Schnitt 42. Vergr. 25 mal.

Sowohl am unzertheilten Embryo (bei durchfallendem Licht beobachtet), als auch bei Durchsicht der Serie findet man 12 völlig abgegrenzte Urwirbel.

Beschreibung der Querschnitte.

Getrennte Schnittflächen erhalten wir diesmal nur in den ersten 19 Schnitten, dann erfolgt ventral die Vereinigung, während dorsal die Medullarrinne noch durch eine Reihe von Schnitten offen bleibt. Die Anlage der Ganglienleiste findet sich am Vorderrande in ziemlicher Ausdehnung.

Das Entoderm erscheint in dieser Serie einige Schnitte weiter vorn als das Mesoderm; letzteres steht von seinem cranialen Ende an mit dem Entoderm in Verbindung. Fig. 13 zeigt einen der ersten Schnitte, welche Entoderm und Mesoderm enthalten. Die in der Figur sichtbare Chorda-Anlage erstreckt sich in diesem Embryo nicht bis zum Vorderende des Entoderms, sie verschwindet in den unmittelbar vor Figur 13 liegenden Schnitten.

Figur 14 liegt nur ein Schnitt hinter dem Vorderende des Darmlumens und 16 Schnitte hinter dem cranialen Ende des inneren Keimblattes. Der des Lumens entbehrende Theil des Darmentoderms ist also viel länger als im vorigen Stadium.

Figur 14 trifft die Längsaxe des Embryos nicht ganz senkrecht; daher sieht man auf der rechten Seite des Schnittes das Mesoderm schon gelöst vom Entoderm, auf der linken Seite aber noch im Zusammenhang mit diesem Keimblatt. Beiderseits finden wir im Mesoderm den Querschnitt der ersten ventralen Kopfhöhle. Da dieser und die benachbarten Schnitte schräg zur Sagittalebene liegen, so ist die nähere Untersuchung des vorderen Mesodermabschnitts so erschwert, dass ich sie unterlassen habe.

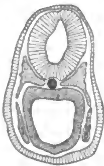


Fig. 15. Schnitt 51. Vergr. 25 mal.

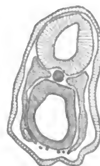


Fig. 16. Schnitt 65. Vergr. 25 mal.

Figur 16 liegt 10 Schnitte vor der Darmpforte. Das Lumen im ventralen Theil des linksseitigen Mesoderms gehört einem kleinen Hohlraum an, welcher sich einige Schnitte weiter nach vorne und hinten erstreckt. Einen ähnlichen Hohlraum finden wir in den nächsten Schnitten im rechtsseitigen Mesoderm.

Zwischen den Seitenplatten beider Körperhälften liegt in

Fig. 16 eine Reihe von (isolirten) Zellen. Diese Formation ist der erste Anfang der Gefässbildung, wie man sich leicht überzeugt durch Vergleich mit den entsprechenden Schnitten der folgenden Serie, wo ein Theil der schon ziemlich weit entwickelten Gefässanlage von solchen Zellreihen gebildet wird.

In stärkerer Vergrösserung ist ein Theil des in Figur 16 dargestellten Schnittes gezeignet in Fig. 5, Tafel XX.

Alles weist darauf hin, dass die in gegenwärtigem Stadium gebildeten Gefässzellen von Mesoderm und nur von diesem stammen. Für die Herkunft der Zellen aus den Seitenplatten spricht Folgendes: Erstens, die Richtung der Zellreihe bildet gerade die Fortsetzung der sich um den Darm herumbiegenden Seitenplatten. Zweitens, sieht man (Fig. 5, Tafel XX) Verschiedenes, was direkt auf die Herkunft der Zellen aus der Splanchnopleura spricht. Links (Fig. 5, Tafel XX bei *a*) liegt eine in Theilung begriffene Zelle, unter der Spitze des kleinen mesodermalen Lumens; sie ist mit der Seitenplatte durch eine protoplasmatische Brücke verbunden, gehört jener also eigentlich noch an. Zugleich aber bildet sie auch ein Glied in der Reihe der vier Zellen *d, e, f, g* und wird durch die eben erfolgende Theilung die Reihe dieser Zellen noch um ein Glied vermehren. Die Zellen *d, e, f, g* stehen durch Ausläufer mit einander in Verbindung. Ein lang ausgezogener Ausläufer der Zelle *d* setzt sich, was sehr bemerkenswerth ist, an der Spitze der linken Seitenplatte an. Die zwei Zellen bei *c* sind jedenfalls durch Karyokinese eben aus derselben Mutterzelle entstanden. Die etwas medial von *c* gelegene Zelle gehört schon zu den ausgetretenen Gefässzellen.

Am Darmentoderm ist gar nichts zu sehen, was auf einen Austritt von Zellen hindeuten könnte.



Fig. 17. Schnitt 75. Vergr. 25 mal.

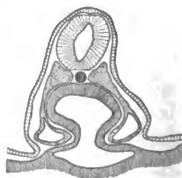


Fig. 18. Schnitt 81. Vergr. 25 mal.

Fig. 17 liegt nur wenig hinter Fig. 16. Der Schnitt trifft

den vordersten Theil des Coeloms, welches aber nur einen kleinen Theil des ventralen Mesoderms einnimmt. Die Seitenplatten beider Körperhälften haben sich unter dem Darm vereinigt. Doch besteht diese Vereinigung nur im Bereich von 4 Schnitten. Die Coelomhälften beider Seiten hängen noch nirgends zusammen.

Fig. 18 ist der 6. der auf Fig. 5 folgenden Schnitte. Das Coelom ist auch hier noch unansehnlich, vergrössert sich aber caudalwärts schnell.

Der folgende Theil der Serie weicht nur wenig von den entsprechenden Schnitten des vorigen Stadiums ab. Das Coelom erreicht noch grössere Ausdehnung als dort, der Darm verschmälert sich dementsprechend noch mehr.

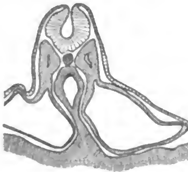


Fig. 19. Schnitt 118. Vergr. 25 mal.

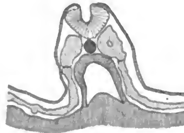


Fig. 20. Schnitt 174. Vergr. 25 mal.

Fig. 21 stellt einen Schnitt durch die beiden Schwanzlappen dar. Wir sehen das Mesoderm in Verbindung mit dem Entoderm.

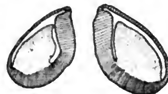


Fig. 21. Schnitt. Vergr. 25 mal.

Einen Pristiurus von ungefähr demselben Stadium, wie die eben beschriebene Torp. marm. habe ich an Querschnitten untersucht. Am vordersten Theil des Mesoderms findet man jetzt schon viel ansehnlichere Höhlungen als im Stadium D-E. Im 4. Querschnitt des Mesoderms erscheint eine kleine Höhle. Diese wird in den nächsten Schnitten viel grösser und nimmt den dreiseitigen Querschnitt des Mesoderms fast völlig ein. Wo ihr Querschnitt am grössten ist, besteht er aus einem ovalen ventralen Theil und einem rundlichen dorsalen, welcher dem ventralen als lateral-oberes Divertikal aufsitzt. Gleich dahinter werden der dorsale und der ventrale Theil schmäler und trennen sich von einander. Der ventrale Theil schwindet, der dorsale aber erweitert sich etwas weiter caudal wieder zu einem ansehnlichen ovalen Lumen. Auch dieses zertheilt sich wieder wie das vorige

im Verlauf der Serie in einen dorsalen und einen ventralen Theil, welche bald schmäler werden und verschwinden.

Diese Gebilde sind offenbar die 2. und 3. Kopfhöhle. Hinter ihnen liegt die breiteste Stelle des Darmes und wird das Mesoderm beträchtlich schmäler, besonders der Seitenplattentheil, welcher im Querschnitt als dünnes stielförmiges Gebilde erscheint. Im dorsalen Theil des Mesoderms folgen caudalwärts auf die eben beschriebenen Höhlen eine Anzahl Segmente, welche ganz kleine Höhlen enthalten. Caudal von diesen Segmenten beginnt die Reihe der durch typische Urwirbelgrenzen von einander geschiedenen Somiten.

Embryo III = Stadium F—G. Balfour-Ziegler.

Der untersuchte Embryo besass vor der Einbettung eine Länge von 3,2 mm.

Oberflächenbild Figur 3, Tafel XX zeigt, dass das Centralnervensystem fast in ganzer Länge geschlossen ist, nur am Hinterende greift die seichte Inzisur, welche die Schwanzlappen trennt, etwas auf die dorsale Mittellinie über. Am Vorderende ist die Augenblase sichtbar, dahinter liegt eine zweite Vorwölbung, welche der Kiemengegend entspricht. Caudal schliesst sich die Insertion des Dotterstieles an. Die Schwanzlappen haben sich steil aufgerichtet und sich fast bis zum Ende der dorsalen Mittellinie vereinigt.

Im durchfallenden Licht zählte ich 16 gut abgegrenzte Urwirbel.

Beschreibung der Querschnitte.

Ganz vorne steht das Centralnervensystem in der ventralen Mittellinie noch offen.

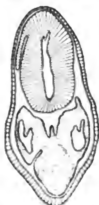


Fig. 22. Schnitt 48. Vergr. 25 mal.

Mesoderm und Entoderm reichen gleichweit nach vorne, die Chorda-Anlage ist im 3. Querschnitt des Entoderms zu erkennen.

Figur 22 zeigt mittleres und inneres Keimblatt in breiter Verbindung. Diese Verbindung besteht caudalwärts noch eine Anzahl Schnitte weiter, rostral von Fig. 22 besteht sie aber nicht. — Die Fig. zeigt beiderseits einen sehr typischen Querschnitt durch die Mandibularhöhle. Letztere habe ich an nach dem Embryo III und einem anderen von fast gleichem Stadium herge-

stellten Wachsmodellen [1]) untersucht. Beide Modelle stimmen sehr gut überein und zeigen den Bau der Mandibularhöhle sehr deutlich. Sie besteht aus einer unteren Haupthöhle und 2 dorsalen Divertikeln. Das eine derselben liegt lateral und oben und ist nach hinten umgebogen. Das andere liegt medial; es ist unbedeutender als das laterale.

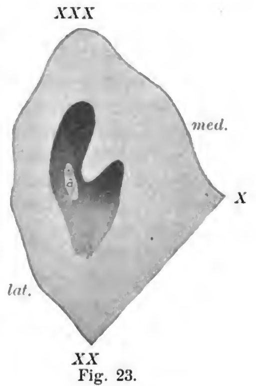


Fig. 23.

Fig. 23 und 24 veranschaulichen dieses. Diese Abbildungen wurden so angelegt, dass das Modell an einer Stelle quer durchtrennt und der vordere Theil des Modells von hinten gesehen gezeichnet wurde (Figur 23), der hintere Theil dagegen von vorne gesehen (Fig. 24). Um ein Bild der Höhle zu erhalten, muss man sich also Fig. 23 und 24 richtig auf einander gepasst denken. Von dem in Fig. 23 dargestellten Theil war die Platte, welche die Höhle nach vorn abschliesst, entfernt worden.

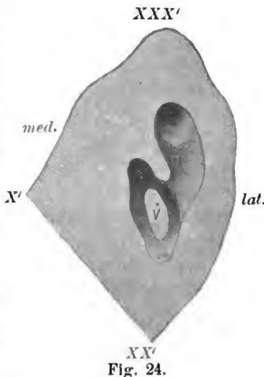


Fig. 24.

Man denke sich Fig. 24 aus d. Ebene des Papiers um 180° gedreht und X auf X′, XX auf XX′, XXX auf XXX′ gelegt. Durch die Oeffnung *v* in 24 sieht man die ventrale Mandibularhöhle. Die Oeffnung *a* in 23 entstand durch Entfernung der die Höhle vorn abschliessenden Wachsplatte.

Fig. 25 a—g stellt die complizirten Querschnitte durch die Mandibularhöhle einer Torpedo ocellata dar, welche etwas jünger ist, als die beschriebene marmorata. Man sieht an solchen Querschnitten den viel zarteren Bau der Torpedo ocell. und erkennt auf den Figuren die eigenthümlich blasige Configuration der Kopfhöhle.

1) Reconstructionen mit Wachspapierplatten nach der älteren Born'schen Methode.

Ich fahre nun in der Beschreibung der Querschnitte des Embryo III fort.

Fig. 26 liegt im vorderen Theil der künftigen Kiemengegend.

In vorliegendem Stadium besteht eine ausgiebige Vereinigung der beiderseitigen Seitenplatten und Coelomhälften (Fig. 27). In der Gegend dieser Vereinigung findet eine intensive Bildung von Gefässzellen aus dem Materiale der Splanchnopleura statt. (Die


Fig. 25 a.


Fig. 25 b.


Fig. 25 c.


Fig. 25 d.

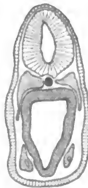

Fig. 25 e.

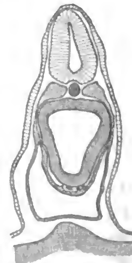

Fig. 25 f.


Fig. 25 g.

in der Serie zu beobachtenden Vorgänge der Gefässzellen- und Gefässbildung werde ich gleich nachher in einem besonderen Abschnitt besprechen.)

Die ventrale Vereinigung der beiderseitigen Mesodermmassen wird weiter hinten durch den entodermalen Dotterstiel aufgehoben. Der entodermale Dottergang erscheint in dorsoventraler


Fig. 26. Schnitt 62. Vergr. 25 mal.


Fig. 27. Schnitt 82. Vergr. 25 mal.

Richtung stark ausgezogen. Er zeigt nicht die deutliche Einschnürung wie bei den Embryonen aus den Stadien E und F (s. Fig. 28).

In den auf Figur 28 folgenden Schnitten finden wir eine deutliche Hypochorda-Anlage in Gestalt eines niedrigen breiten Wulstes, welcher an seiner ventralen Seite mit der Darmwand verbunden ist. Diese Hypochorda-Anlage dehnt sich caudalwärts aus bis kurz vor Fig. 31.

Fig. 31 geht durch den über die Keimscheibe hinausragenden Theil des Embryos. Gleich dahinter verschmilzt die Chorda mit der Darmwand, verschwindet dann, worauf sich die Höhlen des Darmes und des Centralnervensystems mit einander verbinden. Da die Vereinigung der Schwanzlapppen seit dem Stadium F bedeutend fortgeschritten ist, so bestehen die nun folgenden Schnitte nicht mehr aus getrennten Hälften, wie im Embryo II. Ein geschlossener Canalis neurentericus ist indessen auch in diesem Stadium noch nicht vorhanden, es bestehen also die allerletzten Schnitte der Serie aus getrennten Hälften.

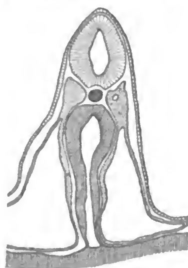


Fig. 28. Schnitt 106. Vergr. 25 mal.

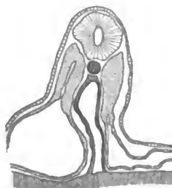


Fig. 29. Schnitt 154. Vergr. 25 mal.

Anlagen des Gefässsystems.

Dieselben erstrecken sich in diesem Stadium schon über einen ziemlich ausgedehnten Bezirk. Sie beginnen an einer kurz vor dem Vorderende des Coeloms gelegenen Stelle und finden sich noch eine Strecke weit neben den Wänden des entodermalen Dotterstiels.

Der craniale Theil der Anlage besteht aus isolirten oder in Ketten angeordneten Zellen, deren ausschliessliche Herkunft aus der Splanchnopleura mit grosser Sicherheit zu beobachten ist. (Siehe Fig. 6, Taf. XX.) An verschiedenen Stellen bilden die Gefässe kurze lückenlose Reihen, deren eines Ende mit der

Splanchnopleura zusammenhängt. Dieser Zusammenhang ist zuweilen ein mehr äusserlicher: das Schlussglied der Kette gehört nicht auch zugleich der Splanchnopleura an, es grenzt nur an diese. An anderen Stellen aber sehen wir diese Zellen gleichzeitig dem Verbande der Splanchnopleura und der erwähnten Zellkette angehören (Fig. 6, Taf. XX, *a*); sie sind offenbar im Begriff aus dem Gefüge der Seitenplatte auszutreten.

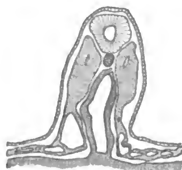


Fig. 30. Schnitt 171. Vergr. 25 mal.

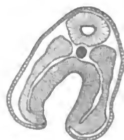


Fig. 31. Schnitt 240. Vergr. 25 mal.

Auch viele Zellen, welche nicht das Schlussglied einer Kette sind, treten aus der Splanchnopleura aus. Eine Anzahl isolirter Zellen liegt auch schon frei in dem Raum zwischen Splanchnopleura und Darmwand.

Das Wachsthum der Gefässzellenreihen geschieht sowohl durch Theilung der schon vorhandenen Gefässzellen, als auch durch Angliederung neuer aus der Splanchnopleura austretender Elemente. In Fig. 6, Taf. XX ist rechts (c) ein entsprechendes Bild zu sehen.

Auf welche Weise der Austritt der Zellen aus der Splanchnopleura zu Stande kommt, konnte ich nicht mit absoluter Sicherheit feststellen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass es lediglich Zelltheilungen sind, welche den Process unterhalten. Für diese Annahme sprechen Karyokinesen, wie die beiden am oberen Ende des Coeloms in Fig. 6, Taf. XX. Das eine Theilstück einer solchen Karyokinese würde ausserhalb der Seitenplatte fallen, das andere darin zurückbleiben.

Die bekannte alternirende Anordnung der Splanchnopleurozellen muss das Ausscheiden der einen Theilhälfte sehr erleichtern.

Von einer Betheiligung des Darmentoderms an der Gefässzellenbildung ist gar nichts zu sehen. Die Contour des Darmes

ist völlig glatt und scharf, keine Zelle ragt über das Niveau der anderen heraus. Auch sind keine Karyokinesen vorhanden, welche irgendwie mit der Gefässzellenbildung in Verbindung gebracht werden könnten.

In der eben beschriebenen Gestalt erstreckt sich die Gefässanlage bis kurz vor den entodermalen Dotterstiel. Dicht vor dessen cranialer Wand ist es schon zur Bildung zweier Gefässrohre gekommen (Fig. 7*a* und *b*, Tafel XX).

Jedes der beiden Rohre besitzt eine eigene mediale Wand, was in Fig. 7 nicht so deutlich zu sehen ist, wie in den folgenden Schnitten. Die beiden Gefässstücke müssen entweder der Herzanlage oder den Subintestinalvenen angehören.

Die beiden Gefässe (*a* und *b* in Fig. 7, Taf. XX) hängen jedes mit einer weiter dorsal gelegenen Stelle der Splanchnopleura durch eine Reihe von Zellen zusammen. Diese Reihen haben (vergl. Fig. 7, Taf. XX, rechts) ihren Ursprung in der Splanchnopleura und werden sich jedenfalls den schon bestehenden Gefässbildungen angliedern.

Ausser dem Querschnitt der vor dem entodermalen Dotterstiel liegenden Gefässe finden wir in Fig. 7, Taf. XX und den folgenden Schnitten zwei andere quer getroffene Gefäss-Lumina (*c* und *d*), welche zu beiden Seiten des Dotterstiels auf dem Dotterentoderm liegen. Die Wände dieser Gefässe sind noch ziemlich lückenhaft (besonders Fig. 7, links), sie erhalten noch Zuwachs durch Zellen, welche aus der dicht über den Gefässen hinziehenden Splanchnopleura austreten. Es ist dies gerade in Fig. 7 nicht so gut sichtbar, wie auf den caudalwärts folgenden Schnitten. Vom Entoderm des Dotterstiels und der Keimscheibe sind die Gefässe (jedenfalls die Dottervenen), obwohl sie ihnen dicht anliegen, scharf abgegrenzt. Von einer Betheiligung des Entoderms an der Weiterbildung der Gefässe ist nichts zu sehen. Die beiden auf dem Dotterentoderm liegenden Gefässrohre senden an einigen Stellen Fortsätze nach oben (Fig. 7*e*, Taf. XX). Die vor dem Dottergang gelegenen Endothelstücke (*a* und *b*, Fig. 7, Taf. XX) besitzen ihrerseits nach unten gerichtete Verlängerungen (Fig. 7*f*). Diese Gebilde repräsentiren sich im Schnitt theils als Zellreihen, theils besitzen sie ein Lumen (vergl. Fig. 7, rechts und links). Es ist offenbar die Bildung

einer Verbindung zwischen dem oberen und dem unteren Gefässpaare im Gange. Diese Zwischenstücke werden von den schon vorhandenen Gefässstücken gebildet. Die Splanchnopleura giebt kein Material dazu her, sie ist gerade hier ziemlich scharf begrenzt, und ein Austritt von Zellen ist nicht zu sehen. In Fig. 7, Taf. XX, links, ist eine der Zelltheilungen, welche zur Vergrösserung der Verbindungsbrücken beitragen muss, sehr schön zu sehen.

Geht man von Fig. 7, Taf. XX, in der Serie caudalwärts weiter, so kommt man zu Schnitten, welche die Wand des Dotterstiels in der Höhe der Gefässe *a* und *b* anschneiden. An diesen Schnitten kann man ein richtiges Bild von der Anordnung der Gefässzellen natürlich nicht gewinnen.

In den ersten Schnitten, welche den entodermalen Dotterstiel in ganzer Länge treffen, finden wir als Fortsetzung der vor dem Stiel gelegenen Gefässe ovale Zellhaufen, die zu beiden Seiten des Stiels liegen.

Der Austritt von Zellen aus der Splanchnopleura findet auch in dieser Gegend des Embryos statt. Etwas weiter caudal verschwinden die Zellhaufen neben dem Dotterstiel und die Gefässe auf dem Dotterentoderm. Von hier an bis kurz vor der Stelle, wo der Embryo sich von der Keimscheibe löst, treten einzelne Zellen aus der Splanchnopleura aus. Zunächst ist es nur die ventrale Hälfte der längs des Darmes herabziehenden Splanchnopleura, aus der Zellen sich loslösen. Dieser ventrale Theil der Splanchnopleura ist dünner als der dorsale. — Weiter caudal (etwas vor Fig. 20) verschwindet dieser Unterschied, indem die Splanchnopleura von unten an bis hinauf zur Urwirbelgrenze ganz dünn ist und auf dieser ganzen Strecke Zellen an den Raum zwischen ihr und dem Darm abgiebt. Streckenweise findet man auch schon Gefässringe am Fuss des Dotterstiels.

Noch weiter hinten, in der Gegend, wo das innerembryonale Coelom fehlt, findet eine eigenthümliche und sehr intensive Bildung von Gefässzellen statt.

Neben dem unteren Ende des Dotterstiels liegen nämlich in der Splanchnopleura in vielen Schnitten Haufen mit Carmin stark sich färbender runder Zellen. Zuweilen sind diese Haufen von einem Ring platter endothelialer Zellen eng umschlossen.

Diese Zellhaufen finden sich nun zuweilen auch ausserhalb der Splanchnopleura (medial von ihr). Manchmal liegt ein solcher Ring auch zum Theil in der Splanchnopleura, zum Theil in dem Raum zwischen ihr und dem Darm. — Diese aus dem Verbande des Keimblatts herausgelangten Zellhaufen werden allmählich zu Endothelsäcken und -röhren, indem die runden Zellen aus ihnen verschwinden und nur eine äussere endotheliale Schicht übrig bleibt. Diese Schicht (das Gefässendothel) scheint sich sowohl bilden zu können, wenn der Haufen noch in der Splanchnopleura liegt, als auch später, wenn er frei in dem zwischen diesem Blatte und dem Darm gelegenen Raum sich befindet.

Am Hinterende des Embryos (vor Fig. 31 und dahinter) findet keine Bildung von Gefässzellen statt.

Eine Betheiligung des Entoderms an der Gefässbildung habe ich nirgends beobachten oder auch nur Anzeichen für die Rechtfertigung einer solchen Auffassung finden können.

Ich habe auch nichts finden können, was darauf hindeutet, dass Zellen der ventralen Gefässanlage längs des Darms zur Stelle der späteren Aortenanlage wandern. Von letzterer sind jetzt schon Spuren zu sehen. Es treten Zellen aus dem dorsalen Ende der Splanchnopleura, und wie es verschiedene Schnitte mir einigermaassen wahrscheinlich machen, auch aus dem Urwirbel aus, in den Raum neben der Hypochorda.

Embryo IV = Stadium H. Balfour-Ziegler.

Das Oberflächenbild Fig. 4, Taf. XX entspricht sehr genau der in durchfallendem Licht gezeichneten Abbildung 23 von Ziegler (34).

Entsprechend der Stelle der 3 Kiementaschenanlagen, welche wir bei Durchsicht der Serie finden, zeigt das Oberflächenbild kleine Erhebungen. Ueber diesen liegen 4 andere Vorwölbungen, welche dem Centralnervensystem angehören. Die Stelle der Pericardialanlage ist durch eine ovale helle Stelle angedeutet (vergl. Ziegler [34], Fig. 23). Die Vereinigung der Schwanzlappen hat keine besonderen Fortschritte gegenüber dem Embryo III gemacht, es besteht noch immer kein geschlossener Canalis neurentericus.

Aus der Querschnittserie ersieht man Folgendes: In der ventralen Mittellinie ist vorne das Centralnervensystem offen im Bereich der 13 ersten Schnitte. Dorsal ist es vorne völlig geschlossen. Die Mandibularhöhle ist geräumig, das Vorhandensein der beiden Divertikel leicht zu erkennen In den ersten Schnitten, welche Lumen der Mandibularhöhlen enthalten, sehen wir eine halbmondförmige Zellmasse von der unteren Wand der Mandibularhöhle ausgehen und unter der Augenblase, deren hinterstes Ende hier gerade noch getroffen wird, medialwärts ziehen (Fig. 32). Dieses Gebilde ist der Querschnitt des prämandibularen Mesoderms. Verfolgt man die Serie weiter caudalwärts, so geht dabei das prämandibulare Mesoderm unmerklich ins Entoderm über (vergl. Sewertzoff [27]).

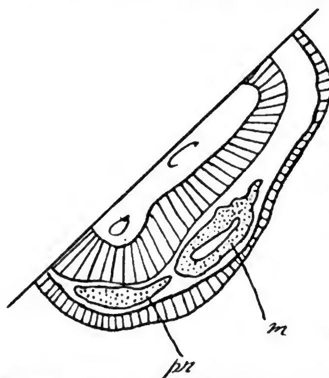


Fig. 32. Hälfte eines Querschnitts einer Torp. marm., Stadium H nach Balfour. Der Schnitt trifft gerade noch das Hinterende der Augenblase. Vergr. ca. 60 mal. C = Centralnervensystem. O = Augenblase. m = Mandibularsegment. pr = Prämandibularsegment.

Die ventrale Gefässanlage erstreckt sich nach vorn bis zur zweiten entodermalen Kiementasche. Im Bereich dieser Tasche vereinigen sich die beiderseitigen Coelome unter dem Darm (Pericardialhöhle). In den ersten Schnitten der Gefässanlage finden wir die beim vorigen Stadium beschriebenen Ketten von Gefässzellen, dagegen nur wenige isolirte Zellen. Auch an den Schnitten dieser Serie ist die alleinige Herkunft der Gefässzellen aus der Splanchnopleura deutlich zu sehen.

Vom vorderen Ende der noch sehr schwachen 3. Kiementasche ab liegt ein endotheliales Lumen unter dem Darm, dorsal vom Coelom.

In dieser Gegend trennen sich auch die Coelome und Seitenplatten beider Körperhälften von einander.

Hinter der 3. Kiementasche besteht der Querschnitt des unter dem Darm gelegenen Gefässlumens aus einem ventralen Haupttheil und 2 dorsalen Hörnern. Von diesen Hörnern gehen in manchen Schnitten lückenhafte Zellenreihen zu einem etwas weiter dorsal gelegenen Theil der Splanchnopleura (analog Fig. 7, Taf. XX), aus welchen einige Zellen austreten.

Der Austritt von Zellen aus der Splanchnopleura erfolgt von dem Vorderende des unter dem Darm liegenden Gefässstückes bis zu der Vorderwand des entodermalen Dotterstiels nur in spärlichem Maasse. Abgesehen davon gleichen die unmittelbar hinter der 3. Kiementasche gelegenen Schnitte ganz der Fig. 7, Taf. XX. Auch die beiden Gefässe auf dem Dotterentoderm und die Verbindungsstücke mit dem unter dem Darm liegenden Gefäss sind vorhanden.

Die Schnitte, welche den entodermalen Dotterstiel in ganzer Länge treffen, sowie die weiter caudal gelegenen unterscheiden sich in Bezug auf Gefässbildung nicht von denen des Embryo III.

Unter den von mir untersuchten Marmoratae befindet sich ein Embryo, welcher sich dem oben beschriebenen ziemlich unmittelbar anschliesst.

Die 3. Kiementasche ist etwas stärker entwickelt. Das Centralnervensystem ist vorne in der ventralen Mittellinie geschlossen mit Ausnahme eines ganz kleinen Bezirkes. Das caudale Ende des Darms ist in der ventralen Mittellinie völlig geschlossen.

Die ventralen Gefässanlagen zeigen nur geringe Veränderungen.

Die Bildung der Aorten ist in vollem Gange.

Ich kann nur kurz an der Hand der Abbildungen 8 und 9, Taf. XX mittheilen, was ich darüber gefunden habe. Die Aortenzellen entstehen in der Nähe der zukünftigen Aorten, nur aus dem Mesoderm und zwar aus dem dorsalen Theil der Splanchnopleura („Uebergangsstück“, „Urwirbelcommunication“); überzeugende Bilder eines Austritts von Gefässzellen aus dem Urwirbel habe ich nicht gesehen.

Auf die älteste Torpedo marmorata, welche ich besitze, gehe ich nur ganz kurz ein, um zu erwähnen, dass ich bei ihr den eigenthümlichen Querschnitt des prämandibularen Segments

welchen Sewertzoff beschreibt und abbildet ([27] Taf. II, 12, 13), gesehen habe. Es sind 3 Kiementaschen durchgebrochen. Das prämandibulare Segment hat sich schon lange von der Chorda gelöst (Sewertzoff [27], S. 236). Die vordersten Querschnitte des prämandibularen Segments treffen nur den Mitteltheil des Segments, dessen Querschnitt ein gleichschenkeliges Dreieck bildet.

In den nächsten Schnitten plattet sich das Mittelstück ab und verlängert sich nach rechts und links sehr stark. Dann folgen Schnitte, welche die typische Hantelform zeigen: langgestrecktes Mittelstück, daran die runden Seitentheile mit ihren Höhlen. Weiter caudal verschwinden die Seitentheile wieder, es bleibt nur ein rundliches Mittelstück. Dieses legt sich dicht dem unterliegenden Ectoderm an, erhält ein Lumen und präsentirt sich so als vorderster Theil des Darms, mit welchem das prämandibuläre Segment ja zusammenhängt.

(Siehe v. Kupffer [14], Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planerei Tafel VI und VII. Kupffer hält das prämandibulare Segment des Ammocoetes für einen rudimentären Darmtheil.)

Zuletzt will ich über die Blutbildung in dem Dotter der Torpedo marmorata erwähnen, dass schon auf einem Stadium, welches noch etwas jünger ist, als der von mir beschriebene Embryo I dieser Process intensiv begonnen hat. Man erhält bei Marmorata sehr schöne Schnittbilder dieser Vorgänge. Man überzeugt sich leicht vom rein mesodermalen Ursprung der Gefäss- und Blutzellen.

Ueberhaupt ist bei Torpedo marmorata die Gefäss- und Blutbildung sehr viel besser zu beobachten als bei ocellata, wo diese Untersuchungen, nach dem, was ich bei Torpedo ocellata gesehen habe, eminent schwierig sein müssen.

Betreff der photographischen Oberflächenbilder des Dottersacks verweise ich auf Hans Virchow (32).

Kurze Uebersicht der die Herkunft der Gefässe und des Blutes behandelnden hauptsächlichen Veröffentlichungen.

Zunächst will ich diejenigen Untersuchungen besprechen, welche sich speciell mit der Gefäss- und Blutbildung der Selachier

beschäftigen. Es kommen dabei eigentlich nur Rückert (23, 25) und C. K. Hoffmann (7, 8) und van der Stricht (31) in Betracht, da P. Mayer (16) im Wesentlichen ältere Stadien berücksichtigt hat.

Rückert (23) macht Mittheilungen über die Bildung der Gefässe im Körper von Torpedo ocellata und Pristiurus, welche zum Theil mit dem von mir Beobachteten übereinstimmen.

Ein principieller Unterschied zwischen unseren Resultaten liegt darin, dass Rückert die Gefässzellen aus Mesoderm und Entoderm herleitet.

Rückert hat den Austritt der Gefässzellen der Herzanlage aus der Splanchnopleura und die dabei stattfindende Kettenbildung beobachtet. Die aus dem Entoderm kommenden Gefässzellen stammen nach seiner Angabe aus einer knopfförmigen Verdickung der ventralen Darmwand bei Pristiurus, aus einer mehr diffusen Anschwellung derselben Stelle bei Torpedo.

Wie ich, hat Rückert beobachtet, dass hinter der Herzanlage die Gefässzellen hauptsächlich aus dem ventralen Theil der Splanchnopleura austreten.

Weiter caudal ist nach Rückert die Gefässzellenbildung besonders intensiv. Das ventrale Mesoderm enthält Gruppen runder Zellen, welche zum Theil sich in dem Raum zwischen Splanchnopleura und Darm ergiessen. Ganz hinten werden wieder weniger Gefässzellen gebildet.

Die Zellen der Aortenanlage erscheinen nach Rückert später als die des ventralen Gefässsystems. Zuerst treten die Aortenzellen im vorderen Rumpfabschnitt auf.

Rückert glaubt nicht, dass ventral entstandene Zellen dorsalwärts in die Aortenanlage wandern. Die Aortenzellen kommen nach Rückert aus der Darmwand und dem Urwirbel.

C. K. Hoffmann (8) schreibt den Gefässzellen einen rein entodermalen Ursprung zu, indem sie aus der Darmwand direct durch Umbildung derselben entstehen sollen. Da diese Angaben wenig glaubwürdig sind, und in der That auch wenig geglaubt werden, so brauchen wir auf dieselben nicht näher einzugehen.

van der Stricht (31) untersuchte die Entwicklung der Dottersackgefässe und des Blutes bei Torpedo und schreibt beiden mit Bestimmtheit einen mesodermalen Ursprung zu.

Die gesammte bis zum Jahre 1893 erschienene Literatur über Gefässe und Blutbildung der Wirbelthiere hat Mehnert (17) in sehr übersichtlicher Weise zusammengestellt. Ich bespreche daher nur noch kurz die nach dem Jahre 1893 erschienenen Arbeiten.

Davidoff (4) fand, dass bei Reptilien das Herzendothel aus den Seitenplatten stammt.

Rabaud (22) spricht sich dagegen für entodermalen Ursprung der Blutgefässe aus.

Felix' (6) genaue und ausführliche Darstellung der ersten Blutbildung bei den Salmoniden lassen keinen Zweifel über den mesodermalen Ursprung des Blutes bestehen.

H. Virchow (32) schliesst sich, was die histiogenetische Seite der Frage betrifft, an v. d. Stricht an.

Brachet (3) tritt für entodermale Entstehung von Blut und Gefässen bei Amphibien ein.

Nöldeke (17) nimmt an, dass das Endokard der Salmoniden aus Entoderm und Mesoderm stammen.

Brachet und Swaen (30) sprechen sich bei Salmoniden mit grosser Entschiedenheit für rein mesodermalen Ursprung von Blut und Gefässen aus.

Die Lehre von dem rein mesodermalen Ursprung der Gefässe und des Blutes ist bekanntlich schon in den grundlegenden Arbeiten Kölliker's (15) und Remak's aufgestellt worden. Was die Reptilien betrifft, so ist die mesodermale Abkunft kaum jemals ernstlich angegriffen worden; denn auch Mehnert (17) widerspricht ihr im Grunde nicht.

Die grosse Mehrzahl aller einschlägigen Arbeiten, insbesondere aller guten Arbeiten tritt dafür ein, dass die Kölliker-Remaksche Theorie der Gefäss- und Blutbildung ausser bei Vögeln und Säugern auch für Selachier, Knochenfische und Reptilien zutreffe.

Soweit ich Untersuchungen über die Gefässbildung bei Selachiern angestellt habe, bin ich zu dem bestimmten Resultat gelangt, dass ausschliesslich das Mesoderm und zwar in ganz besonderem Maasse die Splanchnopleura in der Gegend der Urwirbelcommunication für diese Frage in Betracht kommt. Eine Betheiligung des Entoderms konnte ich für die

von mir untersuchten Stadien vom Torpedo marmorata vollkommen ausschliessen. Eine Gefässbildung nach Art, wie sie C. K. Hoffmann (8) für Selachier behauptet, möchte ich überhaupt für ausgeschlossen halten. Der Autor kann nur durch Schrägschnitte veranlasste Trugbilder beobachtet haben und wird durch solche getäuscht worden sein.

Zum Schlusse meiner Arbeit erlaube ich mir, auch Seiner Excellenz Herrn Geheimrath v. Kölliker meinen besten Dank auszusprechen für das freundliche Interesse, welches er an meiner Arbeit genommen, sowie für die gütige Erlaubniss, seine Privatbibliothek benutzen zu dürfen.

Erklärung der Figuren auf Tafel XX[1]).

Fig. 1. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium D nach Balfour. (Embryo I) Vergr. 15.

Fig. 2. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium F nach Balfour (Embryo II). Links die Urwirbel gut sichtbar, ebenso der Uebergang des innerembryonalen Mesoderms in das aussererembryonale. Die Keimscheibe besteht aus der landkartenähnlich gezeichneten Randzone (Blutinseln) und der gleichmässig gefärbten Innenzone. — Blastocoelknopf. — Vergrösserung 15.

Fig. 3. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium F—G nach Balfour (Embryo III). Vergrösserung 15.

Fig. 4. Photographisches Oberflächenbild einer Torpedo marmorata aus dem Stadium H nach Balfour (Embryo IV). Vergr. 15.

Fig. 5—9. *D* = Darm, — *So* = Somatopleura, — *Spl* = Splanchnopleura.

Fig. 5. Theil eines Querschnittes durch den in Fig. 2, dargestellten Embryo von Torpedo marmorata. Vergr. 250. *E* = Ekt., *D* = Darm, *So* = Somatopleura, *Spl* = Splanchnopleura. *a*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* = Gefässzellen.

1) Sämmtliche Figuren der Tafel XX sind ohne Verlangen des Autors auf die Hälfte verkleinert worden. Die angegebenen Vergrösserungen sind daher ebenfalls auf die Hälfte zu reduciren.

Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch den in Fig. 3 dargestellten Embryo von Torpedo marmorata. Vergr. 250.

Fig. 7. Theil eines Querschnittes durch denselben Embryo. Vergr. 250. *d*, *b* = Subintestinalvenen. *c*, *g* = Omphalomesent.-Venen. *c*, *f* = in Entstehung begriffene Verbindungsstücke zwischen Venae subintest. und Venae omphalomesent.

Fig. 8. Theil eines Querschnittes durch einen Embryo von Torpedo marmorata aus dem Stadium H—J nach Balfour Vergr. 250. *ch* = Chorda, *h* = Hypochorda, *a* = Aortenanlage.

Fig. 9. Anderer Querschnitt durch denselben Embryo. Vergr. 250. Bezeichnungen wie bei 8.

Literatur-Verzeichniss.

1. Balfour F., On the development of Elasmobranch fishes. Journ. Anat. and Phys. XI. 1878.
2. Derselbe, A Monograph on the developement of the Elasmobranch fishes. 1878.
3. Brachet, A., Recherches sur le développment du coeur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alpestris). Arch. d'anat. microsc. T. II. 1898.
4. Davidoff, M., Ueber die Entstehung des endocardialen Epithels bei den Reptilien. Festschrift für Gegenbauer. 1896.
5. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, XV. Studie: Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheilungen aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. IX. 1890.
6. Felix, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte Bd. VIII. Heft 3.
7. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morph. Jahrb. 20. 1893.
8. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei den Selachiern. Ein Beitrag zur Kenntniss des unteren Keimblatts. Morph. Jahrb. 19. 1893.
9. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz. IX. 1894.
10. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, Morph. Jahrb. 24. 1896.
11. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, ibid. 25. 1897.
12. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. III. 1888.

13. Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. d. anat. Ges. auf d. 5. Vers. zu München 1891.
14. v. Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgsgeschichte des Kopfes der Kranioten. II. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 1894.
15. v. Kölliker, A., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.
16. Mayer, P., Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mittheil. d. zoolog. Station zu Neapel Bd. VII.
17. Mehnert, E., Ueber Ursprung und Entwicklung des Haemovasalgewebes bei Emys lutaria taurica und Struthio camelus. Morphol. Arbeit Bd. VI, Heft 1.
17a. Nöldeke, Die Herkunft des Endocardepithels bei Salmo salar. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 65. 1898.
18. Perenyi, Embryologie von Torpedo. Vorl. Mitthl. Zool. Anz. 1886.
19. Platt, Julia, A contribution to the Morphologie of the Vertebrate Head. based on a Study of Acanthias vulgaris. Journ. of Morphol. V. 1891.
20. Derselbe, Furthes contribution to the Morphologie of the Vertebrate Head. Anat. Anz. VI. 1891.
21. Rabl, C., Theorie des Mesoderms I. Morph. Jahrb. 15. 1889.
22. Rabaud, E., Sur l'origine entodermique des vaisseaux sanguins. Trav. du labor. Duval. Comptes rend. de la soc. de biol. Tom. III No. 31. 1897.
23. Rückert, J., Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Centralbl. Bd. 8. 1888.
23. Derselbe, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.
25. Derselbe, Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. 1887.
26. Sewertzoff, Die Metamerie des Kopfes von Torpedo. Anat. Anz. XIV. 1898.
27. Derselbe, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des Elektrischen Rochen. Bull. des Natur. de Moskou 1898.
28. Swaen, A., Etudes sur le développement de Torpedo. Arch. de Biol. Tom. VII. 1897.
29. Derselbe, Etude sur le dév. des feuillets et des premiers ilôts sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits des bull. de l'Acad. R. de Belg. 3. Ser. I. IX, 1885.
30. Swaen, A. et Brachet, A., Etudes sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Arch. d. biol. T. XVI. 1899.
31. van der Stricht, O., Origine des globules sanguins, de l'aorte et de l'endocarde chez les embryones de Sélaciens. Compt. rend. de la soc. de Biolog. T. III. 1896.

32. Virchow, H., Blutinseln und Gefässbezirke der Torpedo ocell. Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Oct. 1898.
33. Van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.
34. Ziegler, H. E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
35. Zimmermann, K. W., Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandlungen der anat. Ges. 5. Versammlung. München 1891.

Die Bedeutung der Langerhans'schen Inseln im Pankreas.

Von

Walter Schulze, Berlin.

Hierzu Tafel XXI.

Die für die Kenntnisse der Histologie des Pankreas so bedeutungsvolle Arbeit von Langerhans (32) aus dem Jahre 1869 „Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse" enthält eine Bemerkung über Gebilde in dieser Drüse, die sich durchaus von den Pankreastubulis unterscheiden und von dem Entdecker für nervöse Elemente gehalten werden. In demselben Jahr noch beschäftigte sich Saviotti (51) mit diesen nach ihrem Entdecker Langerhans'sche Inseln benannten Zellgruppen und bezeichnete sie als Anhangsgebilde der Ausführgänge. Im Jahre 1872 erwähnt v. Ebner (11), dass er dementsprechende Zellhaufen auch beim Frosch gesehen habe, und zwar in der Nähe grösserer venöser Blutgefässe. Vom ductus pancreaticus aus hat er sie nicht injiciren können. Ueber ihre Funktion spricht er sich nicht aus. Weiter finden wir die Inseln im Jahre 1876 von Kühne und Lea (28) besprochen. Besonders auffallend ist den Autoren der Gefässreichthum, auf den sie in einer zweiten Arbeit nochmals vor allem hinweisen. Sie halten diese Gebilde für lymphatische Elemente. Neuentdeckt wurden sie 1879 von Renaut (48). Er meint ebenfalls, sie seien zum Lymphapparat gehörig. 1882 finden wir sie von Podwyssotzki (46) erwähnt. Auch er hebt ihr reiches Gefässnetz hervor, wagt es aber nicht, eine bestimmte Ansicht über ihre Funktion zu äussern. In dem Jahre 1883 erwähnt die Inseln Sokoloff (55) in seiner Arbeit über das Pankreas und rechnet sie darin zum Lymphsystem. Ihm tritt in demselben Jahr Claudia Ulesco (58) entgegen und schreibt ihnen eine specifische Funktion zu. 1884 erschien die Abhandlung von Gibbes (14). Der Autor erklärt sie darin für embryonale Reste. In dasselbe Jahr fällt die

Arbeit von Arnozan und Vaillard (1), die zu physiologischen Untersuchungszwecken am Pankreas von Kaninchen Unterbindungen vorgenommen haben und bei der Gelegenheit auch die Langerhans'schen Inseln erwähnen. Wie dieselben nach der Ligatur sich verhalten, berichten sie nicht. Ueber ihre Funktion meinen sie nichts aussagen zu können. Zum ersten Mal auf Grund experimenteller Untersuchung suchte im Jahre 1886 Lewaschew (35) die Anatomie und Physiologie dieser so verschieden gedeuteten Gebilde zu erforschen. Bei Injection von Berliner-Blauleim in den ductus pancreaticus findet er vielfach ein Eindringen der Injectionsmasse in die Inseln. Ferner beobachtet er bei Pilocarpineinspritzung eine Zunahme derselben an Zahl und gleichzeitig eine Verkleinerung der einzelnen Zellen; den umgekehrten Vorgang sieht er bei Hungerversuchen. Schliesslich beschreibt er Pankreaszellen innerhalb der Inseln und Uebergänge der einen Zellsorte in die andere. Aus allen diesen Befunden kommt er zu dem Ergebniss, dass die Langerhans'schen Inseln nichts anderes sind, als zeitweilig modificirtes Pankreasdrüsengewebe. 1887 berichten Bizzozero und Vassale (3), beim neugeborenen Meerschweinchen Mitosen in den Kernen der Inselzellen gefunden zu haben und halten Lewaschews Ansicht für irrig, da die Inseln schon in frühen Stadien der Entwicklung zur Anlage kommen; ihnen eine ausreichende Deutung zu geben, fühlen sie sich nicht in der Lage. Im Jahre 1893 versuchte Dogiel (9) mittels der Golgimethode zu erforschen, ob die Inseln Ausführgänge haben. Er konstatirte dabei, dass dies nicht der Fall ist. Da er in den Zellen auch reichlich Fett fand, kommt er zu dem Schluss, dass es sich um „todte Punkte“ des Pankreas handele, das an diesen Stellen eine regressive Metamorphose eingeht. Drei wichtige Arbeiten weist das Jahr 1894 auf. Zunächst haben Harris und Gow (17) das Pankreas einer Reihe von Säugethieren untersucht und gelangen zu dem Resultat, dass es sich bei den Langerhans'schen Inseln entweder um foetale Reste handelt oder um Gebilde, deren Aufgabe es ist, neue Tubuli zu bilden oder schliesslich das diastatische Ferment zu liefern. Dann berichtet Dieckhoff (8), in einer Reihe von Diabetesfällen einen Mangel oder eine nur geringe Anzahl von Inseln beobachtet zu haben. Er hält sie für zum Lymphapparat gehörig. Am wichtigsten jedoch ist die von diesem Jahre beginnende Reihe von Untersuchungen

geworden, die Laguesse (29) aufnahm. Er schlug zuerst den Weg ein, auf Grund eingehender embryologischer Forschung der Frage näher zu kommen, welche Bedeutung die Langerhans-schen Inseln haben. Er machte dabei die wichtige Entdeckung, dass dieselben in ganz frühen Stadien der Entwicklung angelegt werden und sich zur gleichen Zeit, wie die Pankreastubuli aus den ursprünglichen Zellsträngen differenziren, indem von diesen der eine Theil sich zu Pankreastubuli umformt, während die übrigen Theile zu den Inseln werden. Auch er berichtet von ihrem Gefässreichthum und hält sie für Blutgefässdrüsen, glaubt aber doch, dass sich Pankreas- in Inselgewebe umwandeln kann und umgekehrt. Im Jahre 1895 erwähnt Pischinger (45) die Langerhans'schen Inseln und schliesst sich im allgemeinen den Anschauungen Lewaschews an, hält jedoch auch für möglich, dass die Inseln sich in Lymphfollikel umwandeln. 1896 tritt Kasahara (23) der Ansicht entgegen, dass es sich um pathologische Bildungen handle, auch die Beziehungen zum Diabetes verwirft er, kann sich jedoch von ihrer thatsächlichen Funktion kein Bild machen. In systematischer Weise hat sie bei seinen Studien über das Pankreas der Vögel 1897 Pugnat (47) behandelt. Er ist der Meinung, dass es sich um lymphatisches Gewebe handelt. Das Jahr 1898 hat uns vier Untersuchungen gebracht, in denen die Langerhans'schen Inseln Berücksichtigung finden. Einmal erwähnt Schlesinger (53), dass er häufig bei im übrigen schon schwer erkranktem und degenerirtem Pankreas die Inseln merkwürdig gut, ja unverändert getroffen habe. Er hält sie für selbstständige Gebilde und rechnet sie dem Lymphsystem zu. Dann beschreibt Kolossow (27) organische Verbindungen zwischen Pankreas- und Inselzellen und bildet dementsprechende Befunde ab. Er kommt dadurch zu der Ansicht, dass es sich um echte Pankreasdrüsenelemente handelt. Weiter berichten Katz und Winkler (23) in ihrer Arbeit „Experimentelle Studien über die Fettgewebsnekrose des Pankreas", dass sich die Inseln bei Unterbindung des ductus pancreaticus eine Zeit lang erhalten. Die Autoren bringen sie in Beziehung zu dem Lymphapparat. Schliesslich sind noch Giannellis (13) Untersuchungen zu nennen, die mir aber leider nicht zugängig waren. Diamare referirt als ursprüngliche Ansicht Giannellis, dass die Inseln

Beziehungen zur äusseren Sekretion des Pankreas besitzen, bei den verschiedenen Funktionszuständen der Drüse allerdings unverändert bleiben; die spätere Ansicht des Autors sei, dass die Inseln als eine Art rudimentäre Organe, als embryonale Reste aufzufassen seien. 1899 kommt Jarotzky (20) auf Grund seiner Stoffwechselversuche zu dem Resultat, dass, während die Pankreaszellen nach dem Hungern respektive nach der gesteigerten Drüsenthätigkeit die bekannten Veränderungen zeigen, die Inselzellen sich währenddessen gleichbleiben. Als einen weiteren Befund berichtet er, dass während des Hungerns die um die Inseln liegenden Pankreaszellen ihre Tinctionsfähigkeit ändern und schliesst daraus, dass zwischen Pankreas und Inselzellen wechselseitige Beziehungen bestehen. Endlich ist aus dem Jahre 1899 noch die eingehende vergleichend-anatomische Untersuchung von Diamare zu nennen, der die Inseln mehr oder weniger deutlich als solche ausgeprägt bei allen Thierklassen gefunden hat, die überhaupt ein Pankreas haben. Ihre Funktion sucht er in der Abgabe eines Fermentes an das Blut und bezeichnet sie als Blutgefässdrüsen.

Prüfen wir kurz die verschiedenen über die Inseln geäusserten Ansichten, so erledigt sich die vom Entdecker vertretene, dass es sich um nervöse Apparate handelt, dadurch, dass Nervengewebe mit den heutigen Färbemethoden als solches leicht zu erkennen ist, und die Inseln einen davon ganz abweichenden Charakter beim Färben zeigen. Ebenso ist die von Saviotti gegebene Erklärung, dass die Inseln Anhangsgebilde der Ausführgänge darstellen, verlassen, da dafür keine Beweise vorliegen. Dagegen, dass es sich um Stellen regressiver Metamorphose handelt, wie Dogiel annimmt, spricht der Umstand, dass die Inseln als solche früh zur Anlage kommen und in ihren Zellkernen, wie auch ich es bestätigen kann, Mitosen beobachtet werden. Dieser Befund steht auch nicht im Einklang mit der Ansicht, dass die Inseln embryonale Reste sind, wie mehrfach angenommen ist, ebensowenig die Thatsache, dass sie eine so reiche Gefässversorgung zeigen und in allen Lebensaltern vorkommen. Die Befunde Kolossow's von Zellbrücken zwischen Pankreas und Inselzellen haben von anderer Seite keine Bestätigung erfahren: ich habe auch keine Verbindungen derart beobachten können. Was die Beziehungen betrifft, die Jarotzky zu den umliegen-

den Pankreaszellen gefunden hat, so muss ich erwähnen, dass ich auch im Anfang des Sommers 1899 im Rostocker pathologischen Institut Hungerversuche bei Meerschweinchen angestellt habe, wobei ich, ebenso wie Jarotzky, konstatirt habe, dass dabei die Inseln keine Veränderung erleiden; nur sind mir damals Färbedifferenzen zwischen ihnen näher und ferner gelegenen Pankreastheilen nicht aufgefallen. Auch Diamare hat nichts derart beobachtet. Dagegen, dass es sich um lymphatische Elemente handelt, wie viele Autoren annehmen, spricht es, dass bei guter Fixirung lebenswarmer Stücke die gewonnenen Bilder von denen lymphatischer Gewebe entschieden abweichen; besonders auffällig ist der Unterschied, wenn man sie mit den Elementen einer benachbarten Lymphdrüse vergleicht. Bei nicht ganz frischen Objecten oder ungenügender Fixirung derselben ist eine Aehnlichkeit allerdings nicht zu läugnen. Wenn Lewaschew meint, die Beziehungen zum Gefässsystem zurückweisen zu müssen, da Injectionspräparate nicht beweisend seien, so muss ich hervorheben, dass nicht nur bei Injection mit Berliner-Blauleim, also auf künstlichem Wege gewonnen, dem Untersucher der Gefässreichthum klar wird, sondern auch dann, wenn man bei geeigneter Kontrastfärbung die rothen Blutkörperchen intensiv färbt, z. B. die Biondifärbung anwendet. Figur 1 gewährt eine Anschauung des reichen Gefässnetzes. Bilder ferner, die für eine directe Umwandlung oder einen Uebergang von Pankreas- zu Inselzellen sprechen, habe ich ebensowenig, wie die meisten anderen Autoren beobachtet. Die Funde von V. Diamare kann ich, soweit meine vergleichend anatomischen Studien reichen, die ich vor der Veröffentlichung seiner Arbeit begonnen hatte, durchweg bestätigen. Diamares und Laguesses Ansicht einer inneren Secretion der Inselzellen an das Blut, ähnlich der Hypophyse, Nebenniere und Thyreoidea findet neuerdings auch in v. Ebner einen Anhänger.

Wenn sich nun auch gegen die letztere Auffassung wenig Einwände machen lassen, so muss doch zugegeben werden, dass zwingende Beweise für sie nicht vorliegen. Ja, die Cardinalfrage bedurfte immer noch der Lösung, haben wir es mit eigentlichem Pankreasgewebe zu thun, oder sind es Organtheile sui generis. Diese Frage zu entscheiden, schien mir nach den vorangegangenen Untersuchungen nur ein Weg noch offen zu stehen.

Man musste versuchen, die Inseln isoliert zu erhalten. War dies möglich, und waren sie imstande nach Ausschaltung des übrigen Pankreas allein fortzuleben, so war ihre Selbständigkeit bewiesen.

Mein Plan nun, zu entscheiden, ob die Langerhans'schen Inseln zum Gangsystem des Pankreas gehören und in ihrer Funktion nicht von ihm getrennt sind, war folgender:

Ich suchte ein kleines Stück vom Pankreas aus seinem System auszuschalten, indem ich es mit einer starken Seidenligatur von der übrigen Drüse trennte. In Anbetracht der Kleinheit des abgebundenen Theiles war dann nicht zu fürchten, dass der Druck des gestauten Sekretes so gross wurde, dass dasselbe nach aussen durchbrach, wie es nach früheren Erfahrungen bei einfacher Unterbindung des ductus pancreaticus leicht hätte eintreten können. Weiter liess die reiche Gefässversorgung des Pankreas von allen Seiten erwarten, dass keine Gangraen eintrat, und schliesslich wurde durch diesen Eingriff der Hauptheil der Drüse in keiner Weise geschädigt, wodurch vermieden wurde, dass bei den Thieren durch den Ausfall des Pankreassekretes bei der Darmverdauung Ernährungsstörungen auftraten. Wenn demnach die Langerhans'schen Inseln die gleichen oder ähnliche Veränderungen, wie das übrige unterbundene Pankres vorwiesen, so war damit gezeigt, dass sie im Gangsystem und in ihrer Funktion durchaus zu dem nach dem Darm zu secernirenden Pankreas gehören. Trat aber der Fall ein, dass im Gegensatz zum umliegenden Pankreas die Inseln in Form, Grösse und Bau genau auf dem Zustand erhalten blieben, den sie vor der Unterbindung besassen, so war damit ihre Unabhängigkeit vom übrigen Pankreas, ihre Selbständigkeit als Organe sui generis bewiesen, und sie würden demnach ihre Beziehung einzig zum Gefässsystem haben und in Anbetracht ihres Baues als Gefässdrüsen zu bezeichnen sein.

Wie vorher erwähnt, haben Katz und Winkler als Nebenbefund bei ihrer Untersuchung über die Fettgewebsnekrose nach Unterbindung des ductus pancreaticus mitgetheilt, dass sich dabei die Inseln eine Zeit lang erhalten, da sie jedoch keine genauen Angaben machen, wie lange sie als solche bestehen bleiben, und nur zwei Thiere die Operation länger als acht Tage überlebt haben, und schliesslich Hunde als Versuchsthiere gewählt waren, deren Inseln wegen ihrer Kleinheit zum Studium unge-

eignet sind, so musste diese Arbeit nur weiter dazu auffordern, auf Grund systematischer Untersuchung das Verhalten der Inseln bei Unterbindung zu studiren.

Als Versuchsthiere dienten mir Meerschweinchen, die ja derartige chirurgische Eingriffe gut vertragen und hier noch den besonderen Vorzug boten, dass ihr Pankreas nach Lage und Form zu solchen Operationen an ihm wohl geeignet ist, und die Inseln eine recht bedeutende Grösse haben. Sie sind am frischen Organ mit blossem Auge als helle Punkte erkennbar.

In Aethernarkose wurde unter Beobachtung der Regeln der Asepsis die Bauchhöhle in der linea alba über dem Nabel zwei bis drei Centimeter weit eröffnet. Zunächst drängte sich gewöhnlich Dickdarm vor, der reponirt wurde. Dann wurde meist eine hellrothe Darmschlinge sichtbar, die dem Duodenum angehörte. Das an ihm sich entlang ziehende Pankreasstück wurde an seinem Grunde mit einem dicken Seidenfaden unterbunden. Hiernach wurde der herausgezogene Darm in die Bauchhöhle reponirt und nun die tiefe Schicht der Bauchdecken mit Catgut, die höhere mit Seide genäht und die Wunde mit Dermatol bestreut. Die Thiere erholten sich von diesem Eingriff gewöhnlich rasch. Auf diese Weise wurden im Ganzen 18 Meerschweinchen operirt. Drei von ihnen konnten für die Verwerthung der Resultate nicht in Betracht gezogen werden, da sie über Nacht eingingen und somit bereits Zellveränderungen zeigen mussten. Bei zwei Thieren war die Unterbindung zu oberflächlich ausgeführt, so dass das Pankreas nicht genügend in Mitleidenschaft gezogen war. Es verblieben somit 13 Thiere. Diese wurden nach folgenden Intervallen getödtet und ihr Pankreas lebenswarm zur Fixation in Sublimat gethan: nach 3 Stunden, 3, 5, 8, 10, 15, 17, 20, 25, 32, 40, 55 und 80 Tagen. Die Stücke wurden in Alkohol von allmählich steigender Concentration gehärtet und nach Durchtränkung mit Xylol in Paraffin eingebettet. Zur Kernfärbung wurde die Eisen-Alaun Hämatoxylinfärbung angewandt und mittels der Gieson'schen Pinkrinsäure-Fuchsinlösung nachgefärbt. Auch die Biondifärbung wurde öfters benutzt, wenn es darauf ankam, rothe Blutkörperchen deutlich hervortreten zu lassen oder Zymogenkörperchen sichtbar zu machen.

Als beachtenswerth bei der Structur der Inseln möchte ich vorausschicken, dass das Meerschweinchen keine deutliche Kapsel

darum zeigt. Abgesehen von den Kapillarzellen mit ihren längsovalen Kernen fallen dem Untersucher je nach der angewandten Färbung mehr oder weniger deutlich die schon von Diamare beschriebenen beiden Zellsorten auf; einmal die in der Ueberzahl vorhandenen kleineren Inselzellen mit ihrem chromatinreicheren Kern und dann die vielfach wandständigen, oft aber auch mehr in der Mitte gelegenen, grösseren Zellen mit etwas intensiver gefärbtem Protoplasma und einem Kern, dessen Chromatin gewöhnlich im Centrum in einem Punkt vereinigt ist. Diese Verhältnisse sind bei der angewandten Heidenhain'schen Hämatoxylinfärbung deutlich zu erkennen. Eine Anschauung davon geben Figur 2, Figur 7 und Figur 8.

Bei dem Pankreas nach dreistündiger Unterbindung war makroskopisch eine Veränderung nicht wahrzunehmen. Im mikroskopischen Bilde sehen wir die Inselgefässe durch Stauung etwas erweitert, im übrigen bietet sich das Aussehen von normalem Pankreas. Das nächste Stadium stellt die Folgen der Unterbindung nach drei Tagen dar. Hier ist schon ein Unterschied bemerkbar; die Pankreastubuli sind etwas gestaut, die Zellen zeigen die Erscheinungen des Hungerpankreas, die Inseln aber sind unverändert. Schon auffälliger ist der Gegensatz gegen das normale Pankreas am fünften Tag. Wie Figur 3 zeigt, sind die Inseln als solche durchaus erhalten und unverändert; im umliegenden Pankreas sind die Tubuli vielfach erweitert und ihre Zellen etwas abgeplattet. Ausserdem finden wir bereits reichliche Bindegewebsentwicklung.

Allmählich prägen sich diese Verhältnisse immer schärfer aus, wovon uns Stadium vier und fünf nach acht, respektive zehn Tagen eine Vorstellung geben. In dem Bilde, das wir nach fünfzehn Tagen nach der Unterbindung gewinnen, ist der Unterschied im Verhalten der Langerhans'schen Inseln und des umliegenden Pankreas augenfällig. Die ersteren sind, wie Fig. 4 zeigt, in Form, Gestalt und Grösse sowie in ihren Zellen unverändert, von dem übrigen Pankreas sehen wir jedoch nur noch Reste, aus denen man kaum ihre ehemalige Form und Gestalt wiedererkennen würde. Theils sind es übriggebliebene Pankreasgänge oder es sind Ueberbleibsel der Endtubuli, die durch gestautes Sekret zum Theil stark dilatirt sind. Als Zeichen von Regenerationsversuchen sieht man in ihren Zellkernen ab und zu Kern-

theilungsfiguren. Die weiteren Stadien nach 17, 20, 25 und 32 Tagen bieten ähnliche Bilder, nur treten allmählich die Inseln immer deutlicher und isolirter hervor. Makroskopisch konnte man eine jedesmal stärkere Schrumpfung des unterbundenen Stückes konstatiren, die nach und nach zu einer Verminderung bis auf ein Viertel des Umfanges führte. Die Inseln darin waren als eine Reihe hellerer Punkte abzugrenzen. Vierzig Tage nach der Unterbindung ist das mikroskopische Bild folgendes. Der Haupttheil besteht aus Bindegewebe, darin liegen unversehrte normale Inseln, wie die Figur 5 zeigt, und in der Nähe davon einige spärliche Pankreasreste. Nach fünfundfünfzig Tagen liegen die Verhältnisse noch ähnlich. Eine Anschauung schliesslich von dem mikroskopischen Bilde achtzig Tage nach der Unterbindung gewährt uns Figur 6. Das erste, was in die Augen fällt, ist eine starke Ausdehnung der Ausführgänge durch gestautes Sekret; dann liegen hie und da als Reste der ehemaligen Pankreastubuli Zellen mit einem an die Wand gedrängten, schmalen, diffus gefärbten Kern und blasigem Protoplasma, manche dieser Zellen sind auch bereits geschrumpft. Ferner bemerken wir reichlich Bindegewebe und allein auf dem unveränderten Zustand erhalten und von dem gleichen Bau wie vor der Unterbindung die Langerhans'schen Inseln. Auch hier erkennen wir wieder die kleineren Inselzellen mit ihrem chromatinreicheren Kern und dazwischen verstreut die grösseren dunkler gefärbten Zellen mit ihrem typischen Kern. Ausserdem sehen wir, wie im normalen Stück, die länglichen Kerne der Kapillarzellen.

Ueberblicken wir jetzt die gewonnenen Resultate, so finden wir zunächst ein rapides Zugrundegehen des unterbundenen Pankreasstückes mit Ausnahme der Inseln, die ganz unverändert bleiben. Nach einer gewissen Zeit, nach 15 Tagen etwa, schreitet der Atrophirungsprocess nicht mehr so schnell vorwärts; nach 40 Tagen jedoch sind, abgesehen von den Inseln, nur noch wenige Reste vom Pankreas übrig. Schliesslich nach 80 Tagen ist dieser Vorgang der Rückbildung des Pankreas noch weiter vorgeschritten, ohne dass die Inseln in irgend einer Weise von ihm mit ergriffen wären. Was wir also sicher konstatiren können,

ist eine allmähliche progressive Atrophie des Pankreas, an der aber die Langerhans'schen Inseln nicht theilnehmen: sie zeigen im Gegensatz dazu nicht die geringste Veränderung und bieten achtzig Tage nach der Unterbindung dasselbe Aussehen, wie vordem. Dieses Ergebniss führt uns zu dem Schluss, dass wir es mit selbständigen Gebilden zu thun habe, die nicht zum Gangsystem des Pankreas gehören. Dass bei den Säugethieren die Zellen der Pankreastubuli sich direkt in Inselzellen umwandeln können, halte ich nach den gewonnenen Resultaten nicht für wahrscheinlich.

Nachdem die Selbständigkeit der Langerhans'schen Inseln erwiesen haben, liegt es nahe zu fragen, welches pecielle Funktion ihnen zukommt.

Bevor wir an die Beantwortung dieser Frage gehen, müssen wir kurz auf die Resultate eingehen, die bisher durch den eben beschriebenen ähnliche Versuche am Pankreas gewonnen sind. An operativen Eingriffen derart zur Erforschung der Pankreasfunktionen hat es bisher nicht gefehlt. Totalextirpationen haben vorgenommen Munk und Klebs (26), später Mering und Minkowski (37, 38, 39), deren Versuche wiederholt und zumeist bestätigt worden sind von Hédon (18, 40), Boccardi (4), Gaglio (12), Thiroloix (56), Sandmeyer (50), de Dominicis (10), Capparelli (6), Marcuse (36), Weintraud (60), Kaufmann (24) und Kausch (25). Unterbindungen des ductus pancreaticus, respective Injectionen von Paraffin etc. mit gleichzeitiger Unterbindung haben ausgeführt: Claude Bernard (2), Munk und Klebs, Schiff (52), Henry und Wollheim (19), Pawlow (43), Langendorff (31), Arnozan und Vaillard (1), Senn (54), Sandmeyer, Hédon, Rosenberg (49) und zuletzt Katz und Winkler (23). Transplantationen endlich haben Minkowski, de Dominicis und Hédon vorgenommen. Von den dadurch gewonnenen Ergebnissen ist jetzt allgemein anerkannt, dass die vollständige Entfernung des ganzen Pankreas aus dem Körper Diabetes im Gefolge hat; nur bei manchen Vögeln erscheint der Zucker nicht im Urin, sondern es bleibt bei einer Hyperglykaemie, indem der überschüssige Zucker durch die Nieren nicht zur Ausscheidung gelangt. Ferner verhindern bei

Thieren, deren Pankreas extirpirt ist, völlig eingeheilte transplantirte Pankreasstücke den Diabetes, der aber dann noch eintritt, wenn auch diese entfernt werden. Schliesslich lassen Unterbindungen der Ausführwege des Pankreas, event. mit Extirpation der von der Unterbindung nicht betroffenen Theile, es nicht zum Diabetes kommen, trotz der sich allmählich einstellenden Atrophie der Drüse, wie sie meist auch mikroskopisch konstatirt ist. Den Klinikern und Pathologen waren schon vor diesen Versuchen die mannigfachen Beziehungen bekannt, die zwischen der Bauchspeicheldrüse und der Regulirung des Zuckergehaltes des Bluts bestehen, speciell auch die Beziehungen zum Diabetes mellitus. Einen Beweis dafür bieten die Zusammenstellungen von Pilliet (44), Lanceraux (30), Bouchardat (5) und Israël (21); letzterer glaubte allerdings, die Pankreasveränderungen, die man bei der Sektion von Diabetikern fand, seien erst die Folge des Diabetes, nicht umgekehrt. Aus jüngerer Zeit stammen die Uebersichten von Hansemann (16) und Windle (59). Anzuführen ist noch, dass Minkowski nachgewiesen hat, dass die innere Sekretion des Pancreas unabhängig ist von der äusseren.

Welche Folgerungen sind wir berechtigt, im Verein mit den soeben dargestellten, bisher bekannt gewordenen Thatsachen aus den durch unsere Untersuchung gewonnenen Resultaten zu ziehen?

Da totale Pankreasextirpation Diabetes im Gefolge hat, nach Unterbindung der Ausführgänge mit nachfolgender Atrophie der Drüse aber und nach gut ausgeführten Transplantirungen kein Diabetes auftritt, so haben jedenfalls die Theile des Pankreas, welche nach der Unterbindung als solche bestehen bleiben und keine Aenderung irgendwelcher Art dabei erleiden, einen Einfluss auf den normalen Ablauf des Zuckerstoffwechsels. Das trifft nun auf die Langerhans'schen Inseln zu. Selbst 80 Tage nach der Unterbindung zeigen sie in jeder Hinsicht im unterbundenen Theil des Pankreas dasselbe Verhalten, wie im nicht unterbundenen. Das übrige abgebundene Pankreasgewebe hingegen fällt nach und nach der Atrophie anheim.

Es liegt nahe, hierbei an die Fragen zu denken, die sich an den Diabetes mellitus anknüpfen. Auf die speciellen Diabetestheorien kann ich freilich hier nicht näher eingehen, nur das

möchte ich bemerken, dass hierbei natürlich nur der reine Pankreasdiabetes in Frage kommt.

Die wenigen bisher bekannt gewordenen mikroskopischen Befunde über das Verhalten der Inseln beim Pankreasdiabetes sprechen nicht gegen die vorhin dargelegte Anschauung. Die beiden Fälle, die Naunyn (41) in seinem Werk „Der Diabetes mellitus“ aufführt, in denen die Langerhans'schen Inseln normal befunden worden sind, kommen nicht in Betracht, da es sich nach dem Sektionsprotokoll um auf Gehirnveränderungen beruhendem Diabetes handelt. Kasahara (23) hat in zwei nicht näher definirten Diabetesfällen die Inseln untersucht und in dem einen eine nur geringe Zahl derselben konstatirt. Diekhoff (8) berichtet, in den Fällen, in denen, wie aus dem Sektionsprotokoll hervorgeht, Pankreasdiabetes vorlag, ein Fehlen der Inseln oder eine Verminderung an Zahl oder Grösse beobachtet zu haben. Einen für meine Versuche direkt verwerthbaren Befund theilt Sandmeyer (50) mit. Er hatte Totalextirpationen des Pankreas an Hunden vorgenommen und daraufhin regelmässig Zucker im Urin der Thiere konstatirt. Bei fünf Hunden liess er jedoch den auch von mir benutzten Duodenaltheil der Drüse stehen, unterband ihn aber mit starken Ligaturen. Darauf trat trotz der Atrophirung dieses Stückes kein Diabetes auf, bis auf einen Fall, in dem er die Gefässe fast allseitig mit unterbunden hatte und nun die Vascularisation ungenügend wurde und allmählich auch dieses Thier diabetisch wurde. Am Ende dieser Betrachtung möchte ich erwähnen, dass Tilger (57) in seinen „Beiträgen zur pathologischen Anatomie und Aetiologie der Pankreascysten“ Abbildungen von mikroskopischen Präparaten eines Pankreas giebt, das durch eine grosse Cyste zur Atrophie gebracht war und nun in der Cystenwand noch Gebilde enthält, die in jeder Hinsicht, in Form, Grösse und Anordnung sowie Beschaffenheit der Zellen und ihrer Kerne ganz den Langerhans'schen Inseln gleichen. Ausser diesen Zellhaufen zeigt das Pankreas nur noch Reste von Ausführgängen und im übrigen Bindegewebe. Tilger beschreibt diese Zellhaufen als Reste von Pankreastubuli. Dass in diesem Falle in vivo Zucker im Urin aufgetreten wäre, wird nicht berichtet. Wenn endlich bei Pankreassteinen mit nachfolgender Atrophie der Drüse bisweilen Zucker im Urin beobachtet wird, so muss daran erinnert

werden, dass sich diese Steine meist im vorher entzündlich oder anderswie erkrankten Pankreas bilden und von diesem Krankheitsprocess nun auch leicht die Inseln ergriffen werden können.

Wie nun im Einzelnen die Einwirkung der Inseln auf das Blut zu denken ist, sei dahin gestellt; ob von ihnen direkt ein glykolytisches Ferment abgegeben wird, oder ihre Einwirkung erst in Wechselbeziehung mit der Leber zu stande kommt, wie es nach dem regelmässigen Befund der Glykogenverarmung der Leber nach Pankreasextirpation nicht unwahrscheinlich ist, bedarf noch der Aufklärung.

Anatomisch betrachtet sind also die Langerhans'schen Inseln Blutgefässdrüsen vom Typus der Hypophyse, und in ihrer Funktion sind sie wahrscheinlich an der Regulirung des Zuckergehaltes des Blutes betheiligt.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, der bereitwilligen Unterstützung zu gedenken, die ich im anatomisch-biologischen Institut in Berlin, dem pathologisch-anatomischen Institut in Rostock und im Berliner zoologischen Institut genossen habe. Ihren Direktoren, Geheimerath Hertwig, Professor Thierfelder und meinem Vater Professor F. E. Schulze, sowie meinen Freunden, mit deren Hülfe ich die Operationen ausführte, Herren Heinrich Poll, Assistent am anatomisch-biologischen Institut in Berlin, und cand. med. Alfred Doenitz, spreche ich hiermit meinen herzlichsten Dank aus.

Berlin. April 1900.

Nachtrag.

Nach dem Abschluss vorstehender Arbeit ist die vorläufige Mittheilung von L. W. Ssobolew im Centralblatt für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie Bd. XI Nr. 6, 7, 1900 erschienen: „Ueber die Struktur der Bauchspeicheldrüse unter gewissen pathologischen Bedingungen." Der Autor kommt auf Grund des Verhaltens der Langerhans'schen Inseln nach Unterbindung des ductus pancreaticus beim Kaninchen, das er bis zum zwanzigsten Tage nach der Ligatur beobachtet hat, zu Resultaten und Schlüssen, die den meinen im Ganzen ähnlich sind; auch berichtet er von zwei Diabetesfällen, bei denen er die Langerhans'schen Inseln im Pankreas vermisst hätte.

Eine eingehende Würdigung ist erst nach dem Erscheinen der vollständigen Arbeit möglich.

Literatur-Verzeichniss.

1. Arnozan et Vaillard, Lésions provoquées par la ligature du canal de Wirsung. Archives de physiologie. 1884.
2. Claude Bernard, Leçons de physiologie. Paris 1856.
3. Bizzozero e Vassale, Ueber die Erzeugung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Virchow's Archiv Bd. CX. 1887.
4. Boccardi, Sur les altérations anatomiques consécutives à l'exportation du pancréas chez les chiens. Archives italiennes de biologie Bd. XVI. 1891.
5. Bouchardat, De la glycosurie ou diabète sucré. Paris 1875.
6. Capparelli, Sur les fonctions du pancréas et sur le diabète pancréatique. Archives italiennes de biologie Bd. XVIII. 1893.
7. Diamare, Studii comperativi sulle isole di Langerhans pancreas. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie Bd. XVI. 1899.

— Derselbe, Sul valore anatomico e morfologico delle isole di Langerhans. Anatomischer Anzeiger Bd. XVI. 1899.

8. Diekhoff, Beiträge zur pathologischen Anatomie des Pankreas. Leipzig 1894.
9. Dogiel, Zur Frage über die Ausführgänge des Pankreas des Menschen. Anatomische Abtheilung des Archivs für Anatomie u. Physiologie Jahrgang 1893.
10. De Dominicis, Sur la pathogénie du diabète. Archives de médecine expérimentale. 1893.
11. v. Ebner, Ueber die Anfänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. VIII. 1872.

— Derselbe, Artikel „Bauchspeicheldrüse" in Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen 6. Aufl., Bd. III. Leipzig 1899.

12. Gaglio, Ueber den Diabetes, der auf Abtragung des Pankreas folgt. Referat i. Centralbl. für allgemeine Pathologie u. patholog. Anatomie Bd. II. 1891.
13. Giannelli, Ricerche macroscopiche e microscopiche sul pancreas. Atti della R. Acad. dei Fisiocritici in Siena. 1898.

— Derselbe, Pancreas intraepatico negli Anfibii urodeli. Monit. Zool. Ital. Ann. X. 1898.

— Derselbe, Sullo sviluppo del pancreas nella Sepschalcides con qualche accenno allo sviluppo del fegato e della milza. Ricerche fatte nel laboratorio d'Anat. normale di Roma etc. Vol. VII. 1899.

— Derselbe, Sul modo di compertarsi dei condotti escretori del pancreas e del fegato negli Anfibii urodeli ed Anuri und: Sul disposizione degli accumuli di Langerhans nel pancreas degli Anfibii urodeli R. Acad. d. Fisiocritici di Siena. 1899.

14. Gibbes, On some points in the minute structure of the pancreas. Quaterley Journal of microscopical science Bd. XXIV. 1884.

15. Gley. Sur les troubles consecutifs á la destruction du pancréas. Comptes rendus de société de biologie. 1891.

16. Hansemann, Die Beziehungen des Pankreas zum Diabetes. Zeitschrift für klinische Medicin Bd. XXVI. 1894.

17. Harris and Gow, Note upon one or two points in the comparative histology of the pancreas. The Journal of Physiology Bd. XV. 1894.

18. Hédon, Sur les phénomènes consécutifs à l'altération du pancréas déterminée expérimentalement par une injection de paraffine dans le canal de Wirsung. Compt rend. de l'académie des sciences. 1891.

— Derselbe, Extirpation du pancréas, diabète sucré experimental; Contribuation à l'étude des fonctions du pancréas. Archives de médecine experimentale. 1891.

— Derselbe, Pathogénie du diabète consécutif à l'extirpation du pancréas; Greffe souscutanée du pancréas. Archives de physiologie. 1892.

— Derselbe, Faits relatifs à la pathogénie du diabète pancréatique. Archives de médecine expérimentale. 1893.

19. Henry und Wollheim, Einige Beobachtungen über das Pankreassekret pflanzenfressender Thiere. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie Bd. XIV. 1877.

20. Jarotzky, Ueber die Veränderungen in der Grösse und im Bau der Pankreaszellen bei einigen Arten der Inanition. Virchow's Archiv Bd. CLVI. 1899.

21. Israel, Nekrose innerer Organe bei Diabetes. Virchow's Arch. Bd. LXXXIII. 1881.

22. Kasahara, Ueber das Bindegewebe des Pankreas bei verschiedenen Krankheiten. Virchow's Archiv Bd. CXXXXIII. 1896.

23. Katz und Winkler, Experimentelle Studien über die Fettgewebsnekrose des Pankreas. Archiv für Verdauungskrankheiten Bd. IV. 1898.

24. Kaufmann, Glycémie normale et diabète pancréatique. Recherches expérimentales sur le diabète pancréatique et le mécanisme de la régulation. Archives de physiologie Bd. VI. 1895.

25. Kausch, Ueber den Diabetes der Vögel nach Pankreasextirpation. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. XXXVII. 1896.

26. Klebs und Munk in Tagblatt der Innsbrucker Naturforscherversammlung, 1869, und Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medicin Bd. 144. 1869.

27. Kolossow, Eine Untersuchung des Epithelgewebes, besonders der

Drüsenepithelien und deren Resultate. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. LII. 1898.
28. Kühne und Lea, Ueber die Absonderung des Pankreas. Verhandlungen des naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg Bd. I. 1876.
— Derselbe, Beobachtungen über die Absonderung des Pankreas. Untersuchungen aus dem physiologischen Institut von Heidelberg Bd. XI. 1882.
29. Laguesse, Formations des ilôts de Langerhans dans le pancréas. Comptes rendus de société de biologie Tom. V, Ser. 9. 1893.
— Derselbe, Structure et développement du pancréas d'apres les travaux récents. Journal de l'anatomie et physiologie Bd. XXX. 1894.
— Derselbe, Recherches sur l'histogénie du pancréas chez le mouton, Journal de l'anatomie et physiologie Bd. 31. 1895 und Bd. 32. 1896.
— Derselbe, Sur la variabilité du tissu endocrine dans le pancréas. Comptes rendus de société de biologie. 1899.
— Derselbe, Le grain de sécrétion interne dans le pancréas. Bibliographie anatomique. Paris 1899.
30. Lanceraux, Notes et réflexions à propos de deux cas de diabète sucré avec altération du pancréas. Bulletin de l'académie de médecine Bd. XXXXI. 1877.
31. Langendorff, Versuche über die Pankreasverdauung der Vögel. Physiologische Abtheilung des Archivs für Anatomie u. Physiologie. Jahrgang 1879.
32. Langerhans, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse. Inaug.-Dissert. für Berlin 1869.
33. Lannois et Lemoine, Contribuation à l'étude des lésions du pancréas dans le diabète. Archives de médecine experimentale Bd. III. 1891.
34. Lépine, Le ferment glycolytique et la pathogénie du diabète. Sur l'extirpation du pancréas. Archives de médecine experimentale. Bd. III. 1891.
— Derselbe, Pathogénie de la glycosurie. Archives de médecine expérimentale Bd. IV. 1892.
— Derselbe, Le diabète et les lésions du pancréas. Revue de médecine Bd. XII. 1892.
— Derselbe, Étiologie et pathogénie du diabète sucré. Revue de médecine Bd. XIV. 1894.
35. Lewaschew, Ueber eine eigenthümliche Pankreaszellenveränderung warmblütiger Thiere. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. XXVI. 1886.
36. Marcuse, Die Bedeutung der Leber für das Zustandekommen des Pankreasdiabetes. Zeitschr. f. klinische Medicin. Bd. XXVI. 1894.
37. v. Mering, Ueber experimentellen Diabetes. Verhandlungen des 5. und 6. Congresses für innere Medicin. Wiesbaden 1886 u. 1887. Zeitschrift für klinische Medicin Bd. XIV 1888 und Bd. XVI 1889.

38. v. Mering und Minkowski, Diabetes mellitus nach Pankreasextirpation. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. XXVI. 1889. Zeitschrift für Biologie Bd. XXIX. 1892.
39. Minkowski, Diabetes nach Pankreasexstirpation. Deutsches Arch. für klinische Medicin Bd. XXXXIV. 1889.
— Derselbe, Weitere Mittheilungen über den Diabetes mellitus nach Extirpation des Pankreas. Berliner klinische Wochenschrift Bd. XXIX. 1892.
— Derselbe, Diabetes nach Pankreasextirpation. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. XXXI. 1893.
40. Mouret, Dégénerescence du pancréas chez le lapin consécutive à la ligature du canal de Wirsung. Comptes rendus de la société de biologie. Paris 1895.
— Derselbe, Lésions du pancréas produits par l'injection d'huile dans le conduit de Wirsung. Comptes rendus de la société de biologie. Paris 1895.
— Derselbe, Des modifications subies par la cellule pancréatique pendant la sécrétion. Comptes rendus de la société de biologie. Paris 1895.
41. Naunyn, Der Diabetes mellitus. Wien 1899.
42. Pawlow, Folgen der Unterbindung des Pankreasganges bei Kaninchen. Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie Bd. XVI. 1878.
43. Pawlow und Smirnow, Die Regeneration des Pankreas beim Kaninchen. Referat in den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie Bd. XIX. 1890.
44. Pilliet, Scléroses du pancréas et diabète. Le progrès médical Bd. IX. 1889.
45. Pischinger, Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. Inaug.-Dissert. München 1895.
46. Podwyssotzki, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Bauchspeicheldrüse. Archiv für mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte Bd. XXI. 1882.
47. Pugnat, Recherches sur l'histogénie du pancréas des oiseaux. Journal de l'Anatomie et Physiologie normale et pathologique. Bd. XXXIII. 1897.
48. Renant, Sur les organes lympho-glandulaires et le pancréas des vertébrés. Comptes rendus hebdomadaires de l'académie des sciences Bd. LXXXIX. 1879.
49. Rosenberg, Ueber den Einfluss des Pankreas auf die Resorption der Nahrung. Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. LXX. 1898.
50. Sandmeyer, Ueber die Folgen der Pankreasextirpation beim Hund. Zeitschrift für Biologie Bd. XXIX. 1892.
51. Saviotti, Untersuchung über den feineren Pankreasbau. Arch. für mikroskopische Anatomie Bd. V. 1869.

52. Schiff, Referat im Centralbl. f. die medicinischen Wissenschaften Bd. X. 1872.
53. Schlesinger, Die Erkrankungen des Pankreas bei hereditärer Lues. Virchow's Archiv Bd. CLIV. 1898.
54. Sokoloff, Ueber die Bauchspeicheldrüse in den verschiedenen Phasen ihrer Thätigkeit. Referat in den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie Bd. XIII. 1884.
55. Senn, Die Chirurgie des Pankreas gestützt auf Versuche und klinische Beobachtungen. Volkmann's Sammlung klinischer Vorträge No. 313 und 314. Leipzig 1888.
56. Thiroloix, Note sur la physiologie du pancréas. Archives de physiologie. 1892.
— Derselbe, Démonstration de l'existence d'une glycogénie et d'une glycosurie hépatopancréatique d'ordre cellulaire. Compt. rend. de soc. de biolog. 1895.
57. Tilger, Beitrag zur pathologischen Anatomie und Aetiologie der Pankreascysten. Virchow's Archiv Bd. CXXXVII. 1894.
58. C. Ulesco, Ueber den Bau der Bauchspeicheldrüse in den Zuständen der Ruhe und Thätigkeit. Referat in den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie u. Physiologie Bd. XIII. 1884.
59. Windle, The Morbid Anatomy of Diabetes mellitus. Doublin Journal of med. sciences Bd. LXXVI. 1883.
60. Weintraud, Ueber den Pankreasdiabetes der Vögel. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. XXIV. 1894.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Die dargestellten Präparate stammen sämmtlich vom Meerschweinchen; benutzt wurde ein Mikroskop von Leitz.

Fig. 1. Normales Pankreas. Gefässinjection mittels Berliner-Blauleims. Die Langerhans'sche Insel in der Mitte ist durch ihren Reichthum an Gefässen leicht zu erkennen. Vergr. 175:1.

Bei allen nun folgenden Stücken ist mittelst Eisen-Alaun-Hämatoxylin und van Gieson-Lösung gefärbt worden.

Fig. 2. Normales Pankreas. In der Mitte eine Langerhans'sche Insel; ihre hellen Zellen heben sich gegen die stark tingirten übrigen Pankreaszellen scharf ab. Man erkennt in ihr viele kleine protoplasmaarme und dazwischen einige grössere protoplasmareichere Zellen. Vergrösserung 175:1.

Fig. 3. Pankreas fünf Tage nach der Unterbindung. Der Helligkeitsunterschied in der Färbung zwischen Pankreas und Inselzellen tritt nicht mehr deutlich hervor. Vielfach hat sich Bindegewebe entwickelt. An manchen Stellen sind die Tubuli durch Sekretstauung erweitert. Die in der Mitte gelegene Langerhans'sche Insel ist wohl erhalten. Vergrösserung 175:1.

Fig. 4. Pankreas 15 Tage nach der Unterbindung. Die Langerhans'sche Insel in der Mitte zeigt keine Veränderung. Sie hebt sich deutlich aus dem reichlich entwickelten Bindegewebe ab, in dem noch einige verschieden gut erhaltene Pankreasreste liegen. Vergrösserung 175 : 1.

Fig. 5. Pankreas 40 Tage nach der Unterbindung. In der Nähe der in der Mitte gelegenen unveränderten Langerhans'schen Insel sieht man nur einzelne Reste vom Pankreas. Alles übrige ist von Bindegewebe eingenommen. Vergrösserung 175:1.

Fig. 6. Pankreas 80 Tage nach der Unterbindung. Abgesehen von der in der Mitte gelegenen wohl erhaltenen Laugerhansschen Insel bemerkt man stark erweiterte Pankreasausführgänge mit einzelnen Becherzellen in ihren Epithelien. Hie und da liegen noch in dem derben Bindegewebe einige Pankreaszellen mit verändertem Kern und Protoplasma. Vergrösserung 175 : 1.

Fig. 7. Eine Gruppe von Inselzellen. Abgesehen von den Capillarzellen mit ihrem ovalen Kern erkennt man zwei Arten Inselzellen, kleine Zellen, welche nur wenig schwach gefärbtes Protoplasma und einen runden Kern mit zerstreut in ihm liegenden Chromatinkörnchen besitzen und grössere dazwischen mit stärker tingirtem Protoplasma und einem grösseren Kern, der in der Mitte ein Kernkörperchen zeigt. Oel-Immersion $^1/_{12}$, Ocular II, Vergrösserung 680 : 1.

Fig. 8. Zwei Zellen aus der in Figur 7 dargestellten Zellgruppe. Oel-Immersion $^1/_{12}$, Ocular IV, Vergrösserung 1000 : 1.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.)

Untersuchungen über die menschliche Neuroglia.

Von

Dr. **J. A. Aguerre.**

Hierzu Tafel XXII.

Wenn auch in Bezug auf den feineren Bau des Nervensystems gerade in neuester Zeit die Anschauungen der Autoren recht erheblich differiren, — es sei nur an die Arbeiten von

Apathy (2), Bethe (4) und anderen erinnert, so bestehen doch die grössten Differenzen gerade hinsichtlich des Baues der Stützsubstanz der Centralorgane.

Auf der einen Seite finden wir die Namen von Golgi (11), Ramon y Cajal (6), Retzius (20), v. Lenhossek (14) und anderen, um nur die modernsten zu citiren, welche die Neuroglia als eine einheitliche Substanz auffassen, bestehend aus Zellen mit Ausläufern. Auf der anderen Seite treten uns entgegen die Namen von Ranvier (17) und vor allem Weigert (22). Nach ihrer Auffassung ist die Neuroglia keine streng einheitlich gebaute Substanz, sondern besteht aus Zellen und Fasern, welche beide bis zu einem gewissen Grade von einander unabhängig sind.

Es lässt sich also, wenn wir diese beiden Anschauungen vergleichen, eine gewisse Parallele ziehen zwischen den Theorieen über den Bau der nervösen Substanz und der Stützsubstanz der Centralorgane.

Mit der Lehre von der Untheilbarkeit des „Neurons" können wir vergleichen die Theorie, welche in Bezug auf den Bau der Neuroglia die „Astrocyten" als Elemente annimmt. Ebenso wie sich das gesammte Nervensystem zusammensetzt aus den einzelnen Neuronen, die den ganzen Körper durchsetzen, sich gegenseitig aufs engste verschlingen und verflechten, ohne doch jemals ihre Selbständigkeit aufzugeben, so baut sich auch die Stützsubstanz auf aus den einzelnen Astrocyten, die durch die complicirte Art ihrer Anordnung und das enge Aneinanderlagern jenes merkwürdige Neuroglianetzwerk erzeugen. Wie das Neuron, ganz allgemein gesagt, aus einer Nervenzelle mit ihren Ausläufern, Dendriten und Neurit besteht, so ist der Astrocyt eine Zelle mit Ausläufern, Gliafasern. Während sich aber die Ausläufer der Nervenzelle in den meisten Fällen sehr stark verästeln, kommt das bei den Ausläufern der Gliazellen nur in sehr beschränktem Maasse vor.

Mit dieser einfachen und bequemen Auffassung vom Baue des Nervensystems lassen sich nun aber die neuesten Erfahrungen und Resultate zahlreicher Autoren nicht mehr recht vereinigen.

Aus dem einheitlichen Begriff Neuron und Astrocyt sind als Spaltungsprodukte einerseits Nervenzelle und Nervenfibrille, andererseits Gliazelle und Gliafaser hervorgegangen.

Was das Nervengewebe anbelangt, so sind in der letzten

Zeit die alten Angaben von Remak (21), Frommann (10), Arnold (3), Schultze (19) und anderen in lebhafter Weise durch Dogiel (8), Apathy (2) und Bethe (4) vertheidigt und ergänzt worden. Für diese Autoren stellen die Fibrillen, die im entwickelten Organismus ganz selbständig sind, den wesentlichsten nnd wichtigsten Bestandtheil des Nervengewebes dar.

Hinsichtlich der Neuroglia war Ranvier (17) der erste, der gegen den, vor allem von Deiters (7), Frommann und Golgi aufgestellten, respective vertheidigten Begriff der Astrocyten sich erhoben hat. Mittelst seiner Pikrokarminfärbung findet der berühmte französische Forscher, dass die Neuroglia des Rückenmarkes in fertigem Zustand aus Fasern und fortsatzlosen Zellen zusammengesetzt ist. Diese beiden Bestandtheile sind von einander ganz unabhängig. Während des embryonalen Lebens aber lässt sich eine solche Unabhängigkeit nicht erkennen: in dieser Periode kann man von wirklichen Astrocyten sprechen wie sie, nach Ranvier's Anschauung, auch im Gehirn des Erwachsenen sich finden sollten.

Diese Ranvier'sche Lehre wurde jedoch völlig in den Hintergrund gedrängt, ja gerieth sogar in Vergessenheit, als die Golgi-Methode in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts ihren Siegeslauf durch die wissenschaftliche Welt begann. Sie wäre wohl auch ganz vergessen worden, wenn nicht in der neuesten Zeit ein Mann, dem die histologische Technik wohl ihre grössten Fortschritte verdankt, Carl Weigert, sie wieder hervorgeholt und in ihrem ganzen Werthe anerkannt und gewürdigt hätte. An die Stelle der unsicheren Pikrokarminfärbung setzte er sein neues Gliafärbungsverfahren, das Resultat langjähriger, geduldiger Arbeit, ein Verfahren, welches uns gestattet, mit fast absoluter Sicherheit jede Gliafaser an jeder Stelle der Centralorgane darzustellen. Für ihn sind die Fasern der wichtigste Bestandtheil des Gliagewebes und er ist auf das Nachdrücklichste dafür eingetreten, zuerst in seiner vorläufigen Mittheilung über die Resultate seiner neuen Färbung und später im Jahre 1895 in seiner Monographie „Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia.“ In der letzteren hat er seine Anschauungen auf das klarste und prägnanteste in den folgenden Sätzen niedergelegt.

1. „Die Neurogliafasern, die man bisher als Fortsätze der

Deiter'schen Zellen aufgefasst hat, sind nicht mit dem Protoplasma chemisch-identische Gebilde, sondern sind von diesen stofflich durchaus verschieden."

2. „Die chemische Verschiedenheit tritt nicht etwa allmählich in mehr oder weniger weiter Entfernung vom Zellleib an den Fortsätzen auf, sondern die Differenzirung besteht von Anfang an schon in unmittelbarer Nähe des Zellkernes.

3. „Die meisten der sogenannten Fortsätze der Zellen sind überhaupt schon aus dem Grunde keine Fortsätze, weil bei ihnen je zwei anscheinende Ausläufer einen an der Zelle vorbeilaufenden gemeinschaftlichen Faden bilden. Dieser wird durch den Zellleib in keiner Weise unterbrochen, wie das doch bei „Ausläufern" der Fall sein müsste, die ja jeder einzeln von dem Zellleibe ihren Ursprung nehmen würden. Mit einem Worte: Es handelt sich hier garnicht um Fortsätze oder Ausläufer von Zellen, sondern von Fasern, die vom Protoplasma vollkommen differenzirt sind."

Wenn diese Schlusssätze auch bis jetzt noch keine einstimmige Annahme gefunden haben, indem von gegnerischer Seite die Methode als eine unvollkommene hingestellt wird, so haben sie doch einen festen Stützpunkt für die Ranvier'schen Ideen geliefert und wir verdanken ihnen, dass die selbständigen Gliafasern auch selbst bei manchen Gegnern Anerkennung gefunden und sich das Bürgerrecht in der Histologie des Nervensystems erworben haben.

Wenn wir zur Betrachtung der Anschauungen der neueren Autoren nach Erscheinen der Weigert'schen Arbeit übergehen, so finden wir nämlich, dass die meisten derselben einen vermittelnden Standpunkt einnehmen. So spricht Kölliker (12) von selbständigen Fasern, nicht aber als von einem einzigen und wichtigsten Bestandtheil der Neuroglia, sondern nur als von einem Partner der Astrocyten. Reinke (18) stimmt in einer kritischen Arbeit, in welcher er den jetzigen Zustand der Neuroglia-Frage genau beleuchtet, mit Kölliker überein, und stützt seine Betrachtungen durch eigene Untersuchungen am menschlichen Rückenmark.

Hat nun dieser kluge Eklektismus alle Ansichten befriedigt, alle Resultate vereinigt?

Ein englischer Autor, Eurich (9), hat sich in seinen

ausführlichen „Studies on the Neuroglia“ in lebhafter Weise im Sinne Weigerts ausgesprochen.

Ebenso nimmt Brodmann (5) in seinen Untersuchungen über die pathologischen Veränderungen des Gliagewebes entschieden für Weigert Stellung.

Dagegen kommt E. Müller (15) auf die Golgi'schen Ideen in seinen Studien über den Bau der Neuroglia bei niederen Vertebraten zurück, trotzdem, nach unserer Meinung, einige seiner Abbildungen auch als Stütze für die Weigert'sche Theorie verwendet werden könnten.

Neulich hat R. Krause (13) die Neuroglia des Affen untersucht und schliesst sich dabei im Wesentlichen auch an Ranvier-Weigert an.

Es ist also bis jetzt durchaus noch keine Uebereinstimmung erzielt worden. Der Grund hierfür kann nur in der Verschiedenheit der technischen Methoden gefunden werden, welche die einzelnen Untersucher angewandt haben. Denn wir sehen, dass diejenigen Autoren, welche wesentlich mit der Golgi-Methode gearbeitet haben, mit einer Ausnahme, auch den Golgi'schen Anschauungen huldigen, das sind Kölliker, v. Lenhossek, Reinke u. s. w. Andererseits stimmen diejenigen, welche wirklich mit Erfolg mit der Weigert'schen Methode gearbeitet haben, auch in der Theorie mit Weigert überein, das sind Eurich, Brodmann, Pollak (16) und Krause. Auf E. Müller und seine Technik soll später eingegangen werden.

Von den zahlreichen Autoren, die die Glia-Frage mit der Golgi-Methode studirt haben, stimmt nur einer, Lloyd Andriezen (1), mit Golgi nicht überein, denn er behauptet, dass man bei Anwendung vorzüglicher Linsen und geeigneter Beleuchtung leicht sich überzeugen kann, dass der Leib der Zellen durch Fasern, die sich in verschiedener Richtung treffen und kreuzen, zusammengesetzt wird.

Das Weigert'sche Gliafärbungs-Verfahren stellt in viel prägnanterer Weise diese Fasern dar; auch sind gleichzeitig die Gliakerne sehr gut zu sehen. Ungeachtet der Angriffe verschiedener Autoren ist heutzutage dieses Verfahren, wenn es auch gewisser Nachtheile nicht entbehrt, doch das einzige, welches mit Erfolg zur Lösung der Neurogliafrage benutzt werden kann. Sein wichtiger Vortheil besteht zweifellos in seiner Electivität.

Wenn auch die Gliaelemente durchaus nicht die einzigen sind, welche durch die Methode dargestellt werden, so werden sie doch in einer von den anderen so sehr verschiedenen Nüance gefärbt, dass sie immer ohne jeden Zweifel als Gliaelemente erkannt werden müssen. Ferner giebt uns das Verfahren ein ganzes Bild des Gewebes, d. h. es wird bei richtiger Anwendung der Methode jede einzelne Gliafaser mit Sicherheit gefärbt, und das ist ein wichtiger, ja unschätzbarer Vorzug der Methode.

Da das Protoplasma der Zellen durch die Methode ungefärbt bleibt, wollten mehrere Forscher sie als ungeeignet *zum* Zwecke der richtigen Gliadarstellung erklären. Diese Eigenthümlichkeit aber, die ja ohne Zweifel ein Nachtheil ist, hat Weigert dazu geführt, den ersten seiner Schlusssätze aufzustellen, der von dem chemischen Unterschied zwischen Protoplasmaleib und Gliafasern handelt, und mit welchem fast alle, selbst einzelne Gegner, übereinstimmen. In manchen Fällen gelingt es jedoch, wie schon Krause angegeben hat, mittelst der Methode auch den Zellleib zu färben und das Durchtreten der Fasern durch ihn zu beobachten.

Ein anderer Nachtheil der Methode soll darin begründet sein, das sie nur an frischem Material von erwachsenen Menschen mit Erfolg anwendbar ist. Bekanntlich ist Weigert seine Färbungsmethode am thierischen Material niemals recht gelungen. Es scheint aber, dass dieser Nachtheil nicht so schwerwiegend ist. Zuerst ist es R. Krause gelungen, die Glia des Affenrückenmarks in befriedigender Weise darzustellen. Ferner haben wir gute Erfolge bei Halb-Affen erzielt, mittels Weigert'scher Färbung, wie später an anderer Stelle mitgetheilt werden soll.

Man muss natürlich in der Behandlung solchen Materials sehr vorsichtig sein und für jede einzelne Thierspecies die einzelnen Proceduren des Verfahrens modificiren. Die Nachtheile dieser Methode sind also nicht so zahlreiche wie man Anfangs geglaubt hat.

Wie anders dagegen die Golgi'sche Methode!

Vor allem ist sie ganz unfähig, auch nur die geringste Auskunft zu geben über einen sehr wichtigen Punkt, eine Auskunft, die jede vollkommene Methode mehr oder weniger geben muss, die Chemie des Gewebes.

Es handelt sich ferner hier um eine Imprägnationsmethode,

d. h. die Elemente, die durch diese Methode dargestellt werden, sind mit einem braunen Niederschlag durchtränkt und überdeckt, der garnicht geeignet ist, uns irgend welche Details in der Structur erkennen zu lassen. Während eine gute Färbungsmethode eine Photographie der Gewebsstructur geben soll, zeigt die Golgi-Methode nur eine Silhouette. Es kann gar keine Rede davon sein, durch die Anwendung dieser Methode über den Bau des Kernes, des Chromatins, der Fibrillen etwas zu erfahren.

Ein weiterer, ja genügsam bekannter Nachtheil der Methode ist ihre Launenhaftigkeit, mit der sie das eine Mal Nervenelemente, das nächste Mal Gliaelemente, ein anderes Mal beide zusammen und in vielen Fällen nichts imprägnirt.

Ein grosser, unleugbarer Vortheil der Methode wird in unserem Falle direkt zum Nachtheil. Es werden bekanntlich mittels der Golgi-Methode immer nur relativ wenige der vorhandenen Elemente dargestellt, hier aber ist es strengstens nothwendig, ein vollständiges Bild des Gewebes vor uns zu haben, um die richtige Vertheilung, die sicherlich mit der Funktion in inniger Beziehung steht, zu erkennen.

Schliesslich wäre noch als letzter Nachtheil anzuführen, dass jene Methode hauptsächlich an jugendlichem oder embryonalem Material gelingt, wie denn auch die Angaben der meisten Forscher sich auf solche beziehen.

Was nun die von E. Müller geübte Methode anlangt, so kann sie für uns hier gar nicht weiter in Betracht kommen, da sie eine nur für die niedersten Wirbelthierordnungen in Betracht kommende Anwendungsfähigkeit besitzt. Sie besteht in einer der Golgi'schen ähnlichen Fixation mit späterer Heidenhain-scher Färbung.

Aus allen diesen Gründen haben wir uns bei unseren Untersuchungen an die Weigert'sche Gliafärbungs-Methode gehalten.

Das Material bestand aus einem zwei Stunden post mortem herausgenommenen Rückenmark einer 61jährigen Frau, welche einer Pneumonie erlegen war, und, soweit die Anamnese darüber Auskunft gab, niemals Symptome einer Erkrankung der Centralorgane gezeigt hatte. Um die Stücke, die später in das Kupferacetochromalaun-Bad gelangen sollten, 5 mm dünn ohne sie dabei zu quetschen, schneiden zu können, haben wir zuerst das

ganze Rückenmark in 10% Formalinlösung 4 Tage lang verweilen lassen.

Nachdem dann das Rückenmark in Scheiben von der angegebenen Dicke zerlegt worden war, blieben jene, in genauer Reihenfolge orientirt, acht Tage lang in der Beizflüssigkeit bei Brutofentemperatur und wurden in bekannter Weise durch die Alkoholreihe hindurch in Celloidin eingebettet. Es wurden dann später sowohl Längs- als Horizontalschnitte angefertigt und zwar in einer Dicke von 20 μ. Sind die Schnitte dicker, so verliert das Bild viel von seiner Klarheit und Schönheit. Nebenbei sei bemerkt, dass nur ein Theil des Materials in dieser Weise bearbeitet wurde, der andere diente zur Herstellung von Markscheiden- und Zellpräparaten.

Was die Dauer der Einwirkung der Chromogenlösung betrifft, so haben wir Schnitte 1—15 Tage lang in derselben belassen. Die besten Resultate erzielt man durch 2- bis 8tägiges Verweilen in der reinen 5% Chromogenlösung. Eine längere als 8tägige Einwirkung des Chromogens macht die Präparate zu dunkel, eine kürzere als 2tägige hebt die Contrast-Färbung nicht genug hervor und ausserdem fällt dann die Färbung nicht so vollständig aus.

Was die Färbung mit der alkoholischen Methylviolettlösung anlangt, so haben wir die Schnitte verschieden behandelt. Diejenigen, die kurze Zeit auf dem Objektträger, wie Weigert empfiehlt, gefärbt waren, erschienen durch Verdampfen des Alkohols manchmal mit Farbstoff-Niederschlägen verunreinigt; auch war die Färbung darin nicht kräftig genug. Am meisten empfehlen wir mit Krause, die Schnitte ½ bis 2 Stunden in gut zugedeckten Schälchen mit Farbflüssigkeit verweilen zu lassen. Man erreicht so, dass selbst die zartesten Gliafäserchen gut und distinct gefärbt werden.

Nachdem die Schnitte in der Farbstofflösung lange genug geblieben sind, spülen wir sie sehr rasch — und darauf möchten wir besonders aufmerksam machen — in physiologischer Kochsalzlösung ab und giessen gleich über den auf den Objektträger übertragenen Schnitt die Weigert'sche Jodjodkaliumlösung. Dieselbe darf nur sehr kurze Zeit einwirken, höchstens 3—5 Sekunden, bei längerer Einwirkung wird die Färbung wesentlich beeinträchtigt. Aehnliches fand auch Krause für die Glia des Affen-

rückenmarks; hier soll die Jodwirkung nicht länger als eine Sekunde dauern. Was die Halb-Affen-Glia anlangt, so halten wir diese gesättigte Jodlösung in 5% Jodkalium als viel zu stark. Dagegen haben wir die gewöhnliche, bakteriologischen Zwecken dienende Lugol'sche Lösung sehr geeignet gefunden; auch mit dieser darf die Procedur nicht länger als einige Secunden dauern. Man sieht also, dass je tiefer wir in der Thierreihe hinabsteigen, desto empfindlicher die Neuroglia gegen die Jodeinwirkung ist.

In Bezug auf das Abtrocknen der Schnitte mittelst Fliesspapier finden wir, dass das Weigert'sche Verfahren, die Schnitte auf dem Objektträger zu trocknen, etwas gefährlich ist. Es gelingt nicht immer, die Jodniederschläge oder die Wassertröpfchen, die zwischen der Unterfläche des Schnittes und dem Objektträger bleiben, zu entfernen. Bessere Resultate erzielt man, wenn die Schnitte zwischen zwei oder mehr Blättern eines glatten, nicht körnigen Fliesspapiers abgetrocknet werden.

Die Differezirungsprocedur endlich muss ziemlich lange dauern, $^1/_2$ Stunde für menschliche Neuroglia.

Wurde genau in der angegebenen Weise vorgegangen, so erhielten wir immer sehr gute Resultate und hatten Misserfolge niemals zu beklagen.

Es wurden dann zahlreiche Präparate aus allen Höhen des Rückenmarks zumeist mit Zeiss homog. Imm. $^1/_{12}$ genau untersucht und es sollen im Folgenden die erhaltenen Resultate, so weit sie sich mehr auf die allgemeinen Verhältnisse der Neuroglia beziehen, mitgetheilt werden. Die Topographie der Glia im menschlichen Rückenmark soll einer zweiten grösseren Publikation vorbehalten bleiben.

Auf die allgemeine Frage von dem Grundbaue der Neuroglia wollen wir hier nicht näher eingehen, da unsere Präparate die Ranvier-Weigert'schen Ansichten nur genau bestätigen.

Der Punkt, auf welchen wir in der vorliegenden Mittheilung die Aufmerksamkeit vor Allem zu lenken wünschen, betrifft die Gliazelle, und in dieser Beziehung glauben wir die Weigert-schen Angaben in manchen Punkten nicht unwesentlich ergänzen zu können.

In seiner epochemachenden Arbeit über die menschliche Neuroglia werden die Gliakerne von Weigert sehr kurz ab-

gehandelt; er giebt nur an, dass man zwei Haupttypen unterscheiden müsse: „grössere bläschenförmige mit körnig aussehendem Chromatin und kleinere, in denen das Chromatin eine homogene dunkle Masse darstellt“. Während er sich sehr eingehend mit den Verhältnissen der Gliafasern beschäftigt, wird über Gestalt, Grösse und Vertheilung der Gliakerne nichts Näheres mitgetheilt. Auch bei den späteren Untersuchern vermissen wir in dieser Hinsicht genauere Daten und doch bieten uns dieselben höchst interessante und der Beschreibung würdige Verhältnisse dar.

Gestalt und Grösse der Gliakerne sind ausserordentlich wechselnd und grossen Schwankungen unterworfen. Neben der gewöhnlichen ovalen und runden Form, die alle Autoren erwähnen, finden wir in unseren Präparaten eine grosse Anzahl anderer Formen. Von dieser Thatsache werden die Figuren der Taf. XXII eine bessere Vorstellung geben, als eine langathmige Beschreibung. Sie werden diesen weitgehenden Polymorphismus wohl hinlänglich illustriren. Man sieht in diesen Figuren alle möglichen Formen: Spindel-, Dreieck-, Birn-, Bohnen-, Racket-, S-, Sanduhrform u. s. w.

Es könnte vielleicht Jemand alle diese verschiedenen sonderbaren Formen als kadaveröse Veränderungen betrachten; da aber unser Material ein ganz frisches ist, so dürften solche Veränderungen von vornherein wohl ausgeschlossen sein.

Besonders zu erwähnen wären unter diesen polymorphen Kernen die sich ausserordentlich häufig findenden und in den Figuren 1, 2, 3, 4 dargestellten Formen. Hier besitzt der Kern ähnlich wie bei vielen Leucocyten eine stark gekrümmte wurstartige Form. Die Krümmung kann dabei so stark werden, dass sich die beiden Enden fast berühren und zur Bildung eines Lochkerns führen, wie wir sie vor Allem in der lymphatischen Randzone der Urodelenleber finden. Es laufen dann die Fasern durch die Einbuchtung resp. durch das Loch hindurch. Nicht selten sieht man von einem grossen unregelmässigen Kern einen Fortsatz ausgehen, der sich bald stark verdickt und nur durch einen dünnen Stiel mit dem ersten verbunden ist. Man kann sich wohl hier kaum des Gedankens erwehren, dass es sich um Abschnürungsvorgänge handelt.

Fast ohne Ausnahme gehören alle diese unregelmässigen Kerne zu den ersten der beiden Weigert'schen Haupttypen,

d. h. zu den grossen bläschenförmigen; die kleinen, dunkelen Kerne sind bedeutend spärlicher und ihre Form ist fast immer eine sehr regelmässige.

Das Chromatin dieser polymorphen Kerne ordnet sich in viele zerstreute Körnchen; sehr oft aber kann man ausserdem an den Polen der Kerne ein oder zwei Nucleolen beobachten.

Was nun die Grösse dieser Kerne anlangt, so können wir sie nach zahlreichen mühsamen Messungen vieler Horizontal- und Frontalschnitte in drei Kategorien eintheilen:

1. Kleine Kerne, deren Grösse der Hälfte der Grösse eines rothen Blutkörperchens entspricht; es messen diese Kerne, die meist zu den kleinen dunkelen gehören, 3 bis 4 μ.
2. Mittelgrosse Kerne. Sie gehören zu dem bläschenförmigen Typus, halten 6 bis 8 μ im Durchmesser.
3. Grosse Kerne. Sie gehören natürlich dem flaschenförmigen Typus an und können eine Grösse bis zu 14 μ erreichen.

Diese durch ihre Gestalt und Grösse verschiedenen Kerne vertheilen sich nicht regellos in den einzelnen Theilen des Rückenmarkquerschnitts.

Im Allgemeinen können wir sagen, dass die Anzahl der Kerne in umgekehrtem Verhältniss steht zu der Anzahl der Fasern. So finden wir die Kerne sehr spärlich in der Gliahülle, die bekanntlich aus sehr zahlreichen in verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern sich zusammensetzt. Ebenso ist die Eintrittsstelle der hinteren Wurzel, die durch die ungeheuere Anzahl der Gliafasern, die die Wurzel begleiten, auffällt, relativ arm an Gliakernen. Auch in dem Septum intermedium posterius finden wir nur spärliche Kerne, obwohl es noch reicher an Gliafasern ist, als die eigentliche Gliahülle. Sehr arm an Gliakernen sind die Stammfortsätze und jene kleinen Septa, die die Nervenfaserbündel der weissen Substanz von einander trennen.

Auch in manchen Theilen der grauen Substanz des Rückenmarkes finden wir das oben erwähnte Verhältniss zwischen Gliakernen und Gliafasern.

Es ist ja bekannt, und die Längsschnitte sind sehr geeignet, diese Thatsache zu demonstriren, dass in der hinteren Commissur sowie um den Centralkanal herum die Anzahl der Gliafasern eine enorm grosse ist; in Rücksicht darauf ist auch

hier die Zahl der Kerne eine verschwindend kleine. Die Substantia gelatinosa Rolandi, durch die nur spärliche Gliafasern hindurchziehen, ist besonders arm an Gliakernen.

Ausserordentlich reich an Gliakernen sind im Gegensatz hierzu die Hörner der grauen Substanz; doch erreicht die Zahl der Kerne nie die der Fasern. An diesen Stellen lässt sich nun auch der oben erwähnte Polymorphismus der Kerne am besten erkennen. Man findet hier Gliakerne, die durch ihre Grösse auffallen, so dass man wohl hier von Riesenkernen sprechen könnte. Kerne von 16 μ und darüber sind nichts seltenes. Eine Verwechselung von Nervenzellen lässt sich dabei auf das Bestimmteste ausschliessen.

Auch auf die Gestalt der Kerne müssen wir etwas näher eingehen. Neben den oben beschriebenen Formen findet man hier viele grosse Kerne, deren Körper durch tiefe Einschnürungen zerklüftet sind. Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hier um directe amitotische Theilung oder Fragmentirung handelt. Die meisten dieser zerklüfteten Gliakerne (Fig. 5, 6, 7, 8) liegen zu Gruppen von zwei, drei oder mehr dicht zusammen und zwar wesentlich um Gruppen von Nervenzellen herum und vor allem an dem Grenzgebiet der grauen Substanz gegen die weisse hin. Hier liegen zwei oder drei helle Kerne dicht aneinander und nur durch Fasern von verschiedener Dicke, die in allen Richtungen verlaufen, getrennt (Fig. 5, 6, 7, 8). Diese Fasern erreichen hier manchmal eine grosse Dicke, so dass sie mit solchen polymorphen Kernen oder Kerngruppen zusammen höchst sonderbare Gebilde darstellen.

Die Fig. 9 zeigt eins dieser Gebilde, das wir in dem Vorderhorn eines Schnittes des Halsmarks gefunden haben. Dicht an einem 12 μ grossen sichelförmigen Kern laufen zahlreiche Fasern, deren einige eine Dicke von 1,4 μ erreichen. Sie liegen so dicht am Kern, laufen sogar theilweise durch die Sichelöffnung hindurch, dass sie zu dem Kern zugehörig betrachtet werden müssen. Dass sie jedoch selbständige Elemente sind und nirgends mit dem Zellleib in Verbindung stehen, also keine Zellausläufer sind, kann man durch sorgfältige Beobachtung auf das Bestimmteste erkennen.

Die Fig. 10 stellt ein ähnliches Gebilde aus dem Hinterhorn eines anderen Schnittes dar. An Stelle eines einzigen

Kerns finden wir hier zwei grosse, helle Kerne, die von einer homogenen, dunklen protoplasmatischen Masse umgeben sind. Theilweise umgiebt die letztere einige der dicken Fasern, die dicht an den Kernen vorbei laufen, sodass man vielleicht glauben könnte, dass das Protoplasma allmählich sich in diesen Fasern fortsetzt. Eine genauere Untersuchung zeigt aber, dass hier auch die Fasern, die viel stärker gefärbt sind, durchaus keine protoplasmatischen Ausläufer sind. Auch hier sind die Fasern vom Zellleib völlig differenzirt und heben sich mit grösster Deutlichkeit von demselben ab.

Die beiden zuletzt beschriebenen Gebilde müssen jedenfalls den „Monstrezellen“ Weigert's entsprechen. Niemand wird daran zweifeln, dass die Golgi'sche Methode diese Gebilde als „Monstreastrocyten“ dargestellt hätte.

Zu derselben Kategorie werden auch die Zellen gehören, die neulich Brodmann in seiner Mittheilung über einen Fall von Thalamus-Gliom beschrieben hat.

Im Brodmann'schen Falle aber zeigte sich keine Differenzirung zwischen Zellleib und Fasern, so dass der Autor glaubte, hier mittelst der Weigert'schen Methode echte Astrocyten nachgewiesen zu haben. Und da diese Zellen sich vor allem in der Wachsthumszone des Tumors fanden, so hält sie der Autor für Bildungszellen der Gliafasern. Leider sind der Arbeit keine Abbildungen beigegeben, so dass ein Vergleich mit unseren Resultaten schwer möglich ist.

Handelt es sich nun wirklich hier um Bildungszellen, gleichsam um embryonale Gliazellen?

Wir glauben für unseren Fall diese Frage verneinen zu müssen und zwar aus folgenden Gründen:

Bei den von uns beschriebenen Zellen waren einmal immer, wie gesagt, Zellleib und Faser deutlich von einander zu unterscheiden. Man könnte ja nun sagen, es handelt sich hier um schon weiter entwickelte Zellen. Das scheint uns unwahrscheinlich, denn es hätten sich dann auch wohl frühere Stadien finden müssen, und das ist uns niemals gelungen. Ausserdem spricht aber ein anderer Umstand direct dagegen. In unserem Fall war eine von unten nach oben fortschreitende Obliteration des Centralkanals vorhanden, die ohne jeden Zweifel doch auf eine Wucherung der Gliaelemente der Substantia gelatinosa centralis be-

ruht. Es hätten sich also hier solche Zellen in grosser Anzahl finden müssen. Das war aber durchaus nicht der Fall. Hier waren überall die Fasern absolut distinct gefärbt ohne irgend welche Mitfärbung des Protoplasmas. Die beschriebenen Elemente fanden sich immer nur in grosser Entfernung vom Centralkanal. Sollte es sich in dem Brodmann'schen Falle nicht vielmehr nur um eine ungenügende Differenzirung handeln?

Wir glauben annehmen zu müssen, dass es sich hier um eine besondere Species von mehrkernigen Gliazellen handelt, wie sie ähnlich für das Rückenmark der Affen von Krause beschrieben worden sind, Zellen, die in der glücklichsten Weise die Anschauung von Ranvier und Weigert über den Grundbau des Gliagewebes bestätigen.

Eine andere Frage von Bedeutung ist die, ob es sich in den von uns beschriebenen Fällen um mehrkernige Gliazellen handelt oder ob sich hier nicht vielmehr mehrere einkernige Gliazellen an einander gelagert haben. Für die Existenz mehrkerniger Gliazellen bei den Affen hat sich schon Krause ausgesprochen und wir haben die letzteren auch bei den Halbaffen beobachtet und glauben, dass dieselben constante Bildungen in der Neuroglia der höheren Thiere darstellen. In dem Falle, der der Fig. 10 zu Grunde liegt, wo also der Zellleib selbst gefärbt ist, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass es sich um eine mehrkernige Gliazelle handelt. Wir glauben aber auch, dass in den Fällen, wo mehrere Kerne zusammenliegen, ohne dass das Protoplasma mitgefärbt ist, es sich um mehrkernige Zellen handelt. Das lässt sich aus der gegenseitigen Lagerung der Kerne und dem Verhältniss der Fasern zu ihnen schliessen.

Was sollen nun diese mehrkernigen Gliazellen bedeuten? Alles, was wir beobachtet haben, weist darauf hin, dass wir es hier mit Theilungs- resp. Vermehrungsprocessen der Gliazellen zu thun haben. Und dieser Umstand wiederum lässt schliessen, dass der Neuroglia doch wohl eine etwas aktivere Rolle zukommt, dass es sich doch um mehr als eine reine Stütz- und Füllsubstanz oder Isolirmittel handelt. Dafür sprechen ja auch zahlreiche andere Beobachtungen, von denen hier nur die erwähnt sei, dass die Glia da, wo sie am meisten isolirend wirken müsste, nur sehr spärlich vorhanden ist. Uns scheinen die Anschauungen, die kürzlich R. Krause entwickelt hat, sehr plausibel und mit den physio-

logischen Verhältnissen mehr im Einklang. Danach hat die Neuroglia neben ihrer Bedeutung als Stützsubstanz noch die Aufgabe, die Circulation der Lymphe innerhalb des Rückenmarks, das bekanntlich der Lymphgefässe entbehrt, zu ermöglichen. Hierzu ist sie ja durch ihren Bau auch hervorraged geeignet. Der Lymphtransport würde dann durch die Saugwirkung der Substantia gelatinosa centralis resp. durch eine Art von Secretionsthätigkeit der Ependymzellen erfolgen. Hoffentlich gelingt es in nicht allzuferner Zeit die Richtigkeit dieser Theorie, welche die meisten Thatsachen in befriedigender Weise erklärt, auch auf experimentellem Wege zu beweisen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Rat Prof. O. Hertwig für das Wohlwollen und das Interesse, das er stets unseren Arbeiten entgegengebracht hat, ebenso dem Prosektor des Instituts, Herrn Privatdozent Dr. R. Krause, der so freundlich war, mir das kostbare Material zu überlassen und mich stets mit Rath und That zu unterstützen, meinen besten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Sämmtliche Figuren wurden von mir mittelst Zeiss homog. Imm. $^1/_{12}$ mit dem Leitz'schen Zeichen-Ocul. 2 entworfen. Tubuslänge 1,60mm. Projection auf den Arbeitstisch.

Fig. 1, 2, 3, 4. Stark gekrümmte wurstartige Kerne.

Fig. 5, 6. Zweikernige Zellen im Hinterhorn eines Brustmark-Schnitts.

Fig. 7, 8. Dreikernige Zellen.

Fig. 9. Sichelförmiger grosser Kern, mit dicken vorbeilaufenden Fasern. Vorderhorn eines Halsmarks-Schnitts.

Fig. 10. Zweikernige Zelle, bei der das Protoplasma mitgefärbt ist. Dicht am Kern liegen dicke Fasern, die viel stärker gefärbt sind, als die protoplasmatische Masse, so dass man ihre Unabhängigkeit von der letzten mit Sicherheit nachweisen kann. Hinterhorn eines Halsmark-Schnittes.

Literatur-Verzeichniss.

1. Andriezen, a) The Neuroglia elements in the human brain, b) On a system of fibre cells surrounding the blood vessels of the brains British med. Journ. 1893.
2. Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mittheil. aus d. zool. Station in Neapel XII. 1897.
3. Arnold, J., Ein Beitrag zur feineren Struktur der Ganglienzellen. Virchow's Archiv Bd. 41.
4. Bethe, Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen u. anderen Wirbelthieren. Morphol. Arbeiten VIII. 1898.
5. Brodmann, a) Ein Beitrag zur Kenntniss der chronischen Ependymsclerose. Inaugural-Dissertation. Leipzig 1898.
   b) Ueber den Nachweis von Astrocyten mittelst der Weigert-schen Gliafärbung. Vortrag, gehalten am 13. Januar 1899 in der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.
6. Cajal, a) Algunas conjeturas sobre el mecanismo anatómico de la Ideación, asociación y atención. Madrid 1895. b) Estructura del Protoplasma nervioso, Revista trimestral micrográfica. 1896.
7. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark. 1865.
8. Dogiel, a) Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Axencylinder-(Nerven-)Fortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXI. 1893.
   b) Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zu einander. Archiv f. Anat. u. Physiolog. Anat. Abth. 1893.
9. Eurich, F. W., Studies on the Neuroglia, Annual Meeting of the British Med. Assoc. Carlisle 1896 — „The Brain“ IV. 1897.
10. Frommann, Untersuchungen über die norm. und pathologische Anatomie des Rückenmarkes. 1864.
11. Golgi, Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripheren Nervensystems. Jena 1894.
12. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre II. 1896.
13. Krause, R., Untersuchungen über die Neuroglia des Affen. Abh. der Königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin. Anhang 1899.
14. v. Lenhossek, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. 1895.
15. Müller, E., Studien über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anatom. und Entwicklungsgesch. Bd. LV. 1899.
16. Pollak, Bemerkungen über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1897.
17. Ranvier, a) De la Neuroglie. Archiv de physiol. norm. et path. 1893. b) De la Neuroglie. Comptes rendus. 1892.
18. Reinke, Ueber die Neuroglia in der weissen Substanz des Rückenmarkes vom erwachsenen Menschen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. L. 1897.

19. Remak, Observationes anatomicae et microscop. de syst. nerv. structura. 1838.
20. Retzius, Die Neuroglia des Gehirns beim Menschen und Säugethieren. Biolog. Untersuchungen. N, F, VI, VII.
21. Schultze, Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems. Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. 1871.
22. Weigert, C., a) Bemerkungen über d. Neurogliagerüst d. menschlichen Centralnervensystems. Anat. Anz. 1890. b) Zur pathologischen Histologie des Neurogliafasergerüstes. Centralblatt für allg. Pathol. und pathol. Anat. Bd. I. 1890. c) Beiträge zur Kenntniss der menschlichen Neuroglia. Arbeiten aus der Senkenberg'schen naturf. Gesellsch. Nov. 1895.

Ueber den Bau der menschlichen Hornzelle.

Von

Dr. **Ludwig Merk,**
Privatdozent für Dermatologie und Syphilis in Graz.

Hierzu Tafel XXIII und XXIV.

Unter Unna's Anleitung hat Rausch eine Reihe von Untersuchungen: „Tinktorielle Verschiedenheiten und Relief der Hornzellen"[1]) gemacht. Sein Verfahren war folgendes:

Er isolirte die Zellen durch Mazeration der Epidermis in Wasserstoffsuperoxydlösung, brachte den Hornbrei auf den Objektträger, setzte einen Tropfen Essigsäure hinzu, breitete die Zellen mit Hilfe eines anderen Objektträgers derart auseinander, dass sie schliesslich isolirt sind, oder höchstens zu zweien aneinander liegen. Nun werden die Präparate über der Flamme fixirt und sind zum Färben fertig. Letzteres wurde mit polychromer Methylenblaulösung in der Wärme durchgeführt, bis die Farblösung eben abdampft. Hierauf: Kurz in schwach angesäuertes Wasser, Abspülen mit gewöhnlichem Wasser, einprozentige Lösung

1) Monatshefte für praktische Dermatologie Bd. 24 No. 2.

von rothem Blutlaugensalz durch eine Minute, abermals kurz in schwach angesäuertes Wasser, Abspülen mit gewöhnlichem Wasser, Alkohol, Oel, Balsam.

Dabei kam er zu zwei Resultaten. Das eine bezieht sich auf die ungleichmässige Färbung der einzelnen Hornzellen, die er durch den verschiedenen Fettgehalt der Hornzellen erklärt. Zweitens stellte es sich heraus, „dass die Oberfläche der Zellen nicht eine glatte homogene Fläche darstellt, sondern sich auflöst in eine Unsumme kleiner Punkte, welche der eigentlichen Zelloberfläche, respektive dem Hornmantel aufgesetzt sind".

Wieweit das erste Resultat auf irrigen Voraussetzungen beruht, habe ich erst kürzlich ausführlich nachgewiesen[1]).

Was das zweite anlangt, so habe ich nun schon des öfteren Gelegenheit genommen, zu zeigen, mit welchem Unrechte man der meistentheils so einfachen Untersuchung des lebenden Gewebes aus dem Wege geht, welche Raffinirtheit man anwendet, um das zu untersuchende Material der vielfach unbekannten Wirkung einer Reihe von Prozeduren und Reagentien auszusetzen und dann aus so gewonnenen Bildern Schlüsse auf das Lebende zu ziehen.

Es giebt nämlich kaum etwas Einfacheres und Bequemeres, als lebende menschliche Hornzellen isolirt in einer diesen nicht fremden Untersuchungsflüssigkeit zur mikroskopischen Betrachtung zu gewinnen.

Man schneide in die Fingerbeere eines frischen, noch warmen Amputationsstumpfes, streife mit einem spitzen Skalpell die Epidermiswundfläche ab, während man gleichzeitig die Haut etwas pressend drückt. Der Saft, den man auf diese Weise gewinnt, enthält eine Unzahl unversehrter isolirter Hornzellen im Epidermissafte.

Oder: Man kappe einer guterhaltenen Leiche [deren (untere) Extremitäten ödematös sind] die Zehenhornschicht ab und streiche wieder unter leichtem Drücken den Hornschichtsaft mit einem spitzen Messerchen auf einen Objektträger.

---

1) Experimentelles zur Biologie der menschlichen Haut. Erste Mittheilung: Die Beziehungen der Hornschicht zum Gewebesafte. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem.-naturw. Klasse Bd. 108, Abth. III. Juni 1899.

Ein Zusatz von 0,75prozentiger wässeriger Kochsalzlösung zur besseren Vertheilung der isolirten Hornzellen hat keinerlei schädigenden Einfluss auf die Form der Zellen. Die Figuren 1 und 2 geben die Gestalt derselben wieder: Figur 2 von der dem Leistenkörper zugekehrten Seite, Figur 1 in der Richtung parallel der Oberfläche gesehen. Man sieht an ihnen genau dieselben Fazettirungen und Einbuchtungen, herrührend von der gegenseitigen Aneinanderlagerung, wie sie von den Plattenzellen anderer Epithelien, z. B. der Blase oder der Cornea, hinlänglich bekannt sind.

Unser Interesse wird aber von diesen Dingen sofort auf die ausserordentlich zierliche Zeichnung gelenkt, welche bei feiner Einstellung und starken Systemen auf der Oberfläche der Zellen zum Vorschein kommt.

Herr Assistent Dr. H. Grubitsch hat mir in ebenso liebenswürdiger als vortrefflicher Weise eine Reihe photographischer Aufnahmen solcher Zellen gemacht, welche auf Taf. XXIV vereinigt wiedergegeben sind.

Ein System wirr durcheinander und aneinander gelegter feiner Balken bildet ein unregelmässig geformtes, stark glänzendes Netzwerk, in dessen Maschen stäbchen- und strichförmige Flecken zu sehen sind. Bei geringer Aenderung der Einstellungsebene — oft genügt ein einfaches Berühren des Oculares mit der Wange — wird das Netzwerk dunkel und die Flecke hellglänzend. Fig. C der Tafel XXIV zeigt — namentlich bei Betrachtung mit der Lupe — diese Verschiedenheit besonders deutlich.

Die Umrisse der Zellen sind allerwärts wie angenagt, oft auch wellig, an anderen Stellen hat man den Eindruck, als ob winzige kurze Fäserchen am Rande hervorragten.

Ueber das Zellinnere gewinnt man an den unversehrten Zellen keinerlei Aufschlüsse.

Ich habe nun eine Reihe von Reagentien bei gewöhnlicher Zimmertemperatur unter das Deckglas fliessen lassen, oder den Hornhautsaft direkt in dieselben gestreift, werde aber hier nur über jene Veränderungen berichten, welche auf den Bau der Hornzelle Bezug haben.

Mit 10% wässeriger Kalilauge quellen die Zellen fast plötzlich stark auf. Die Oberflächenzeichnung verschwindet augenblicklich, ebenso wie die Fazettirungslinien. Die Umrisse werden

glatt. Das Alles vollzieht sich so rasch, dass man die einzelnen Phasen des Vorganges nur dann unter dem Mikroskope studiren könnte, wenn ein Anderer die Kalilauge zuträufeln würde. In sehr schwach alkalisch gemachtem Wasser, auch in dünner Lösung von Sapo kalin. kann man sehen, dass das Netzwerk vor Allem zu quellen beginnt.

Lässt man nun den in $10^0/_0$ Kalilauge liegenden Zellen konzentrirte Essigsäure zufliessen, so entstehen ziemlich bald — ungefähr nach 10 Minuten — eigenthümliche Bilder. In Figur 3, 4 und 5 sind dieselben wiedergegeben.

Zunächst entsteht ein dicker rahmenartiger Rand, der nach aussen glatt ist, gegen das Zellinnere jedoch leicht gekerbt und mit breit aufsitzenden Spitzen vorragt. Bei oberflächlicher Einstellung glaubt man ein weitmaschiges Netz zu sehen, dessen Balken aber vielfach längsgestreift sind, als ob sie aus Fasern zusammengesetzt wären.

Das Zellinnere ist von einer äusserst zart und fein granulirten Masse erfüllt, die indess nicht immer ganz an die Oberfläche reicht und schöne kreisrunde vakuolenartige Bildungen aufweist. Von einem Kerne keine Spur.

Noch viel wichtiger sind die Bilder, die man mit $10^0/_0$ wässeriger Chromsäurelösung erhält. Streift man den Hornschichtsaft in dieselbe hinein, so bemerkt man in den ersten Minuten keine besondere Aenderung im Aussehen der Zellen. Aber schon nach einer halben Stunde sieht man an dem Fasernetze der Oberfläche, dass sich dasselbe lockert. Die einzelnen Maschen werden weiter, die Fäden dünn, an manchen Stellen zu kugeligen Knötchen gerinnend. An anderen Stellen reissen diese Fäden, und dadurch werden die Maschen weit und lückenhaft. Die Zellform bleibt aber unversehrt. Die Zelle quillt wohl in toto, zeigt jedoch nirgends Einrisse oder Spaltungen. Das Netzwerk reisst also i n der Zelle.

Bei Einstellung auf die Mitte einer so geänderten Zelle (Fig. 6) kann man ferner ganz deutlich wahrnehmen, dass das Fadengerüste der Oberfläche auch ins Innere der Zellen spreizenartig von einem Theile der Zellwand auf die gegenüberliegende greift.

Als ich nach vier Stunden wieder ins Mikroskop blickte, war das ganze Balkenwerk verschwunden. Der Zellumriss glatt.

fein, die Zelle gequollen, und die Reste des Balkenwerkes lagen als stark glänzende verschieden grosse kugelrunde Tropfen durch die Zelle vertheilt (Fig. 7).

Im Lichte dieser Erfahrungen werden dann Tinktionsbilder von Epithelfasern der Hornschichte ungemein verständlich.

Um solche zu gewinnen, bin ich gleichfalls in der Lage, eine äusserst bequeme und leicht ausführbare Methode anzugeben. In der eingangs erwähnten Abhandlung von mir sind nämlich die Veränderungen beschrieben, mit denen die Hornschichte auf die endocutane Injektion einer 0,5% wässerigen Lapislösung reagirt. Ich verweise der weiteren Einzelheiten wegen auf die Abhandlung selbst und wiederhole hier nur, dass die Hornschicht vom Leistenkörper aus verschieden stark quillt.

Durch diese so veränderte Zone kann man ganz leicht Schnitte anfertigen, die nicht so ausserordentlich fein zu sein brauchen, wie sie H. Rabl[1]) benöthigte. Färbt man solche Schnitte nach der bekannten Methode mit Methylviolett 6 B, differenzirt mit Jod-Jodkalilösung und entfärbt in Anilinöl, so gelingt es ganz leicht, die Epithelfasern durch die ganze Epidermis hindurch zur Anschauung zu bringen.

Die Schichte gequollener oder imbibirter Hornzellen zeigt an solchen Präparaten die einzelnen Zellen durch lebhaft violett gefärbte Linien abgegrenzt, welche aber nicht continuirlich verlaufen, sondern entsprechend den Maschen des Zellwandfasernetzes sehr zart punktirt sind. Durch das Innere der Zellen ziehen ferner jene Fasergruppen, welche an dem Chromsäurenbilde in Fig. 6 wiedergegeben sind (Fig. 8). Das sind nun dieselben Fasern, die Zander[2]) schon vor langer Zeit abgebildet hat, und die auch an den Zeichnungen meiner oberwähnten Abhandlung wiedergegeben sind. Hierbei muss ich eine dortselbst ausgesprochene Ansicht richtig stellen. Ich habe nämlich geglaubt, dass die Lücken, welche im Wandfasernetz an der Hornzelle ziemlich leicht zur Anschauung gebracht werden können, zum Durchtritt

1) Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschicht der Oberhaut erhalten? Arch. f. Derm. und Syph. Bd. 41.

2) Untersuchungen über den Verhornungsprocess. II. Mittheilung: Der Bau der menschlichen Epidermis. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abth. 1888.

der Epidermisfasern dienen. Aus dem gegenwärtig Mitgetheilten geht hervor, dass die Epidermisfasern jene Lückelchen begrenzen.

Fasse ich daher die Ergebnisse dieser Studie zusammen, so stellt es sich heraus, dass in der Hornzelle drei Substanzen zu unterscheiden sind. 1. Ein Gerüst von „Epidermis"-Fasern, welches an der Oberfläche ein äusserst zierliches Netzwerk bildet (Wandfasernetz), von welchem aus Fasern ungefähr senkrecht zur Oberfläche sich ins Innere spannen (Binnenfasern). 2. Eine Substanz, welche (zufolge Chromsäurebehandlung) die Zellform bedingt, und welche Hornsubstanz zu sein scheint. Ueber die Gestaltung dieser selbst waren durch die vorliegende Untersuchung keine Anhaltspunkte zu finden. Sie scheint homogen und strukturlos zu sein. 3. Ein anscheinend protoplasmatischer Inhalt.

Ueber das Vorhandensein eines Kernes erfährt man zwar durch die angegebenen Methoden gar nichts, indess habe ich Präparate nach anderen Methoden hergestellt, die ihn unzweifelhaft und deutlich zeigen.

Graz, am 26. April 1900.

Nachtrag.

Ich sehe mich veranlasst, noch auf Bemerkungen zweier Abhandlungen zurückzukommen, von welchen ich erst nach Absendung der vorliegenden Mittheilung Kenntniss erhielt.

Es ist nunmehr wohl ausser allem Zweifel, dass die Ranvier'schen Fasern in der ganzen Epidermis erhalten bleiben. Das Vorhandensein derselben in der Körnerschicht hat H. Rabl im Archiv für Dermatologie und Syphilis (Band 41) nochmals ausführlich gezeigt. Diese Thatsache ist aber der Auffassung und Voraussetzung E. Kromayer's über das Gefüge der Oberhaut und das Entstehen des Keratohyalin so stark zuwiderlaufend, dass E. Kromayer[1]) H. Rabl's Angaben einfach auf Täuschung und mangelhaftes Vermögen, mit dem Mikroskope umzugehen, zurückführt. „Ich habe schon früher — so klagt Kromayer — das Missgeschick gehabt, genöthigt zu sein, in einer Reihe von Arbeiten auf diagnostische Fehler beim Mikroskopiren hinzuweisen, die Kollegen begangen haben, und muss es

1) Kromayer, E., Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. VIII. 2. Heft. S. 253, ff., speziell S. 271.

nun H. Rabl gegenüber wieder thun“. . . . . Ich vermeide es, diesem ebenso kränkenden und ungeheuerlichen, als gänzlich unberechtigten Vorwurf ein Kommentar hinzuzufügen und begnüge mich, darauf hinzuweisen, dass, wie man gesehen hat, die Fasern doch durch die ganze Epidermis hin persistiren.

In der allerjüngsten Zeit hat Weidenreich[1]) in einer sehr beachtenswerthen Abhandlung auch wieder gezeigt, dass der treffliche Wiener Privatdozent für Histologie H. Rabl keinen Fehler beim Mikroskopiren begangen hat.

Es ist mir weiterhin eine grosse Genugthuung, feststellen zu können, dass Weidenreich's und meine vorliegenden Angaben über den Bau der Hornzelle sich in manchen Punkten decken, und es sei mir gestattet, neben diesen Uebereinstimmungen auch auf das zurückzukommen, was Weidenreich zu bestätigen nicht in der Lage war.

So betone ich, 1. dass auch an den unversehrten isolirten Hornzellen (der Vola u. Planta) isolirte Fibrillen, welche entfernter gelegene Zellen unter einander verbänden, nicht nachweisbar waren.

2. Die Poren in der Wand der Hornzellen, deren Annahme mir Weidenreich bestreitet, sind auch an den gesunden nicht weiter behandelten Hornzellen ohne Weiteres als Lücken im Wandfasernetze sichtbar. Nur muss ich die vor Jahresfrist gemachte Vermuthung zurücknehmen, als träten durch sie die angeblich zellverbindenden Fasern durch. Ich habe damals eine solche Zelle mit den Lückelchen auf photographischem Wege — um jedem Zweifel und Einwand zu begegnen — in Figur 2 reproducirt, und es thut mir sehr leid, dass Weidenreich diese Thatsache nicht auch feststellen konnte, zumal ich sie so umfangreich begründete. Weidenreich und auch andere Autoren, wie Kölliker — in der neuesten Auflage seiner Gewebelehre — sprechen von einer feinen Punktirung der Hornzelloberfläche und Kölliker hat sie auch dortselbst abgebildet. Bei genauerem Zusehen lösen sich aber diese Pünktchen an isolirten, entsprechend behandelten, oder auch unbehandelten Zellen in Poren auf. Dass sie, wie mir Weidenreich entgegenhält, je von anderen

2) Weidenreich, Franz, Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Vorliegender Band, Seite 169 ff.

Autoren weder beschrieben, noch abgebildet wurden, darf mir ja schliesslich nicht als Vorwurf eingewendet werden. Ich habe bezügliche Präparate normaler und krankhafter Hornschicht (Flachschnitte durch Psoriasis- und andere Schuppen) namhaften Forschern, unter andern auch H. Rabl in überzeugender Weise demonstriren können.

In wesentlichen und entschiedenen Widerspruch komme ich aber bei folgenden Punkten:

In der Einleitung zu seiner vorzüglichen Abhandlung bezeichnet Weidenreich die Veränderungen, welchen die Epidermiszellen unterworfen sind, als einen *degenerativen* Prozess, welcher in der zunehmenden „*mangelhaften Ernährung*" seinen Grund hat und „schliesslich" zum völligen Absterben der Zelle führt. Die „*todte Zelle*" falle nicht einer Auflösung anheim, sondern löse sich infolge mechanischer Einwirkung aus dem allgemeinen Zellverbande los. Aus dem kernhaltigen, weichen und protoplasmareichen Gebilde entstünde ein „kernloses", „*trockenes*" und für chemische Reagentien äusserst widerstandsfähiges Schüppchen.

Diese und ähnliche Worte charakterisiren nicht den Standpunkt etwa eines einzigen Forschers, sondern sind kennzeichnend für Alle. Es möge deshalb Weidenreich meine folgenden Bemerkungen nicht als gegen seine Ausführungen gerichtet ansehen.

Diesen Standpunkt kann ich nämlich, so unbehaglich für mich diese einstweilige Isolirung auch ist, ganz und gar nicht einnehmen. Ich bin vielmehr, zuerst aufmerksam gemacht durch meine Experimente, denen sich eine Reihe anderer, in weiteren Mittheilungen zu beschreibender noch zur Seite stellt, darauf gelenkt worden, dass eine ungeheure Zahl von Erscheinungen an gestört und ungestört fortlebender Haut nur dann in einer allgemeinen Gesetzen entsprechenden Weise erklärt werden kann, wenn man die Epidermis durch alle Schichten hindurch, bis zur allerletzten Hornzelle, als lebend betrachtet.

Ein grosser Theil jener Hautkrankheiten, welche von reger Abstossung der Hornschicht begleitet sind, wie Pithyriasis versicolor, Herpes tonsurans, dann aber Verbrühungen, Verbrennungen,

Verätzungen, welche nur die Hornschicht treffen und zu einer Abstossung der jetzt erst getödteten Hornschichte führen, — solche Erscheinungen allein müssen die Augen öffnen, es sei denn, dass das Lager „mangelhaft ernährter“, „völlig abgestorbener“, nur mechanisch anhaftender, „trockener“, für chemische Reagentien „äusserst widerstandsfähiger“ Schüppchen: Hornschicht genannt, durch diese Prozesse noch „todter“ gemacht wurde.

Man denke sich — ich weiss dass dieser Vergleich gewaltig hinkt, hoffe aber, dass er instruktiv ist — statt der Hornschicht eine Lage von Stärkekörnern, also wirklich lebloser Gebilde, nur um eine annähernde Vorstellung eines solchen todten Stratums zu bekommen.

Ich bin mit den Beweisen für rege Lebensthätigkeit der Epidermis und Hornschicht noch nicht zu Ende, und werde sie in den weiteren in Aussicht gestellten drei Mittheilungen bringen. Es soll dann auch noch von den Unterschieden zwischen behaarter und unbehaarter Haut die Rede sein. Einstweilen sei von den Resultaten nur verrathen, dass die Basalzellen der Epidermis resorbirte Stoffe zurückhalten, dass bei oberflächlichen Pinselungen lebender Haut mit Schwefelsäure eigenthümliche Granula gegen die Cutis sezernirt werden, dass bei Theer- und Crotonölpinselungen die Hornzellen aktive Veränderungen eingehen, und dass hierbei, sowie in den kranken Hornzellen (bei Psoriasis, Lupus erythematodes, Herpes tonsurans) die Kerne derselben leicht färbbar sind, dass ferner bei Lupus erythematodes Schollen in den Hornzellen auftreten. Und was den Kern der normalen Hornzelle anlangt, so verweise ich auf die oben erwähnte Fig. 2, absichtlich ein Lichtdruck und keine Zeichnung. Drinnen ist der Kern schön gefärbt zu sehen. Ich theile weiter mit, dass ich sogar an gleich behandelten Zellen meines eigenen Grosszehennagels den Zellkern gefärbt fand. Es ist mir unerklärlich, warum Weidenreich auf diese Abbildung kein Gewicht legt.

Was endlich das Wandfasernetz anlangt, so glaube ich aus den Chromsäurebildern schliessen zu sollen, dass dasselbe innerhalb der Hornmembran liegt, sonst könnten die Tropfen in der Seitenansicht nicht halbkugelig aussehen.

Es ist ja sehr erfreulich zu sehen, welch' schöne und zahlreiche Resultate in den letzten Jahren bei der Untersuchung über den Bau der Epidermis zu Tage traten, man vergesse aber das Leben derselben nicht und übersehe nicht, wie ganz ausser-

ordentlich leicht dieses Organ experimenteller Untersuchung zugänglich ist; der Hornschichte jedoch gebe man das Leben wieder, das man ihr so energisch abspricht.

Sind dann die Erscheinungen ungestörten Hautlebens gefunden, dann wird auch eine Umarbeitung der Dermato-Pathologie möglich werden und hiermit eine Emanzipation von verwirrenden Ausdrücken und unberechtigen Begriffen wie „Akantholysis", „Para- und Hyperkeratosis", „Keratolysis", „Hyper- und Parakanthosen".

Graz, am 26. Juni 1900.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII u. XXIV.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Umrisse einer unversehrten isolirten menschlichen Hornzelle im (odematösen) Hornschichtsafte liegend. Fazettirung der Oberfläche. Gez. bei Reichert Oc. 3, Obj. 8. ausgez. Tubus.

Fig. 2. Umrisse einer unversehrten isolirten menschlichen Hornzelle in 0,75 prozentiger wässriger Kochsalzlösung. Fazettirung der gegen den Leistenkörper zugekehrten Fläche. Daneben ein rothes Blutkörperchen (um die Grössenverhältnisse zu zeigen). Gez. bei Reichert Oc. 3, Homog. Immers. $^1/_{12}$, ausgez. Tubus.

Fig. 3. Frische Hornzelle erst mit 10% Kalilauge, dann mit konzentrirter Essigsäure behandelt. Vakuolisirung des (protoplasmatischen) Inhaltes.

Fig. 4. Frische Hornzelle in gleicher Weise behandelt, Einstellung auf die Mitte der Zelle.

Fig. 5. Dieselbe Zelle bei hoher Einstellung.

Fig. 6. Frische Hornzelle nach halbstündigem Liegen in zehnprozentiger Chromsäurelösung. Einstellung auf die Mitte der Zelle. Fasern durch das Zellinnere ziehend (Binnenfasern). Varixbildung an den Epithelialfasern.

Fig. 7. Frische Hornzelle nach vierstündigem Liegen in zehnprozentiger Chromsäurelösung. Die Fasern sind in glänzende Kugeln zerfallen.

Fig. 3—7 gezeichnet bei Reichert Oc. 3, Obj. 8, ausgez. Tubus.

Fig. 8. Schnitt durch die Hornschichte der Grosszehenepidermis nach endocutaner Injection von halbprozentiger wässeriger Lapislösung. Färbung mit Methylviolett 6 B. Differenzirung mit Jod-Jodkalilösung und Entfärbung in Anilinöl. Das Wandfasernetz, im Querschnitt punktirt erscheinend und die Binnenfasern. Gez. bei Reichert Oc. 3. Homog. Immersion $^1/_{12}$, ausgez. Tubus.

Tafel XXIV.

Mikrophotographische Aufnahmen isolirter menschlicher Hornzellen, im Hornschichtsafte liegend. Zeiss Apochromat Oelimmersion 3 mm, num. Apertur 1,40; Projectionsocular II. Vergrösserung 560:1.

Die zierliche Zeichnung des Wandfasernetzes.

B. Das Präparat durch Fetttropfen, aus der Cutis stammend, verunreinigt.

C. Zwei Hornzellen. Das Netz bei verschiedenen Einstellungen: Helle Fasern und dunkle Lücken; an anderen Stellen dunkle Fasern und helle Lücken. — Der schwarze Fleck rührt von einer Verunreinigung her.

Die anderen Bilder verstehen sich von selbst.

Drüsenstudien.

II. Die Gl. infraorbitalis und eine besondere der Parotis anliegende Drüse bei der weissen Ratte.

Von

N. Loewenthal,

a. Prof. der Histologie an der Universität Lausanne.

Hierzu Tafel XXV.

Einleitende Bemerkungen.

In einer Reihe von Mittheilungen[1]), die seit 1892 erschienen sind, war ich bestrebt, den Schluss, dass auch heterogen gebaute Drüsen vorkommen, zu begründen. Zwar hat

1) Notiz über die Harder'sche Drüse des Igels. Anat. Anzeiger Bd. VII, No. 2. — Beitrag zur Kenntniss der Harder'schen Drüse bei den Säugethieren, ibid. Bd. VII, No. 16 und 17. — Zur Kenntniss der Gl. submaxillaris einiger Säugethiere, ibid. Bd. IX, No. 7. — Historisch-kritische Notiz über die Gl. submaxillaris, ibid. Bd. X, No. 11. — Zur Kenntniss der Gl. infraorbitalis einiger Säugethiere, ibid. Bd. X, No. 3 und 4. — Drüsenstudien. I. Die Harder'sche Drüse. Intern. Monatsschrift f. Anatomie. 1896. — Note sur la structure fine des glandes de Cowper du rat blanc. Bibliogr. anatomique. 1896.

J. Bermann in einer schon 1878 veröffentlichten Arbeit[1]) die Gl. submaxillaris als eine Drüse, die verschiedene Drüsenformen aufweist, hingestellt. Es wurden dennoch die fraglichen Befunde theils in Abrede gestellt (Beyer, Reichel), theils als etwas ganz zufälliges angesehen (Komocki), theils noch als nicht stichhaltig genug, weil an verschiedene Functionsstadien gebunden, gedeutet (Reichel)[2]).

Was zunächst die „tubulöse Drüse" von Bermann in der Submaxillaris des Kaninchens anbelangt, so betrachtet v. Ebner[3]) noch jetzt die fraglichen Schläuche als „durch Sekretstauung ausgeweitete Drüsenschläuche". Auch S. Mayer[4]) betrachtet das Vorkommen von tubulös beschaffenen Gebilden in der Submaxillaris und auch in der Parotis als einer besonderen Bedeutung entbehrend: „Eine besondere Bedeutung möchte ich denselben kaum beimessen. Was deren Deutung betrifft, so scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass es sich um die Producte einer localen Rückbildung von Drüsensubstanz handelt".

Noch räthselhafter erscheinen die Bermann'schen „schlauchförmig zusammengesetzten" Drüsencomplexe in der Submaxillaris (Katze, Hund und Fuchs), und um so mehr, als nach Bermann selbst auch dieser Drüsenantheil die schleimige Metamorphose eingeht und Halbmonde oder Randzellencomplexe zur Ausbildung gelangen. Was ferner den Drüsentypus anbelangt, so erhellt kein recht characteristischer Unterschied aus den betreffenden Figuren (Tafel II), die der Bermann'schen Untersuchung beigegeben sind. Auch sieht man nicht ein, warum diese Drüsentheile als „schlauchförmig zusammengesetzte", während das „drüsige Organ" in der Submaxillaris des Kaninchens (Fig. 1—3, Taf. I) als eine „rein tubulöse" Drüse bezeichnet wird. Ob diese schlauchförmig zusammengesetzten Drüsencomplexe der „schläuchigen gemischten Drüse", die in der soeben citirten Mittheilung von S. Mayer kurz erwähnt ist, entsprechen oder

1) Ueber die Zusammensetzung der Gl. submaxillaris aus verschiedenen Drüsenformen. Würzburg 1878.

2) Vergl. hierüber meine sub. 1 citirte „Historisch-kritische Notiz".

3) Vgl. A. v. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Auflage, 1899, Bd. III, S. 61.

4) Adenologische Mittheilungen. Anat. Anz. Bd. X, S. 180—181.

nicht, muss dahingestellt bleiben, denn die Frage wird von S. Mayer gar nicht berührt.

Was endlich den nur nebensächlich, bei der Erklärung der Fig. 5 (Taf. I), in der Bermann'schen Arbeit erwähnten Befund in Betreff des schleimigen und des serösen Theiles in der Submaxillaris der Maus anbelangt, so ist gegen denselben erhoben worden, dass die fraglichen Drüsentheile zwei besonderen und mit getrennten Ausführungsgängen versehenen Drüsen angehören (die eigentliche Submaxillaris und die sogenannte Gl. retrolingualis von Ranvier, Zumstein u. A.)

Es wird daher aus den angeführten Gründen erklärlich, warum die Bermann'sche nur auf die Unterkieferdrüse sich beziehende Untersuchung so wenig Anklang gefunden hat und auch nicht geeignet war, den Typus von heterogen gebauten Drüsen thatsächlich zu begründen.

Die von mir ermittelten Thatsachen beziehen sich auf Drüsen, die so ausgesprochene Structurdifferenzen aufweisen, dass die Einwendung, als ob es nur auf verschiedene Activitätsstadien ankäme, von vornherein ausgeschlossen ist; andererseits kann auch von einer Verwechselung von nahe beieinander liegenden, aber getrennten Drüsen keine Rede sein. Die Drüsen, die ich in durchaus unabhängiger Weise, von dem fraglichen Standpunkte ausgehend, aufgefunden habe, sind: 1. Die Harder'sche Drüse und 2. die eigentliche Nickhautdrüse des Igels; 3. die Harder'sche Drüse des Schweines; 4. die Gl. infraorbitalis der weissen Ratte und 5. die Cowper-sche Drüse desselben Thieres.

In Betreff der sub 1, 2 und 3 aufgezählten Drüsen habe ich zu meinen schon veröffentlichten Aufzätzen nichts hinzuzufügen und verweise insbesondere auf meine grössere Arbeit in der Intern. Monatsschrift f. Anatomie, 1896. Dasselbe gilt auch, zur Zeit, für die Cowper'sche Drüse.

Auf die Gl. infraorbitalis muss ich hingegen zurückkommen, insofern es hauptsächlich auf die Mündung der Ausführungsgänge ankommt, da diese Frage in meiner vor sechs Jahren veröffentlichten Mittheilung unberücksichtigt geblieben ist. Um so eher ist es angemessen, auf diese merkwürdige und ausserordentlich scharf abstechende Bauunterschiede aufweisende Drüse zurückzukommen, als v. Ebner in Betreff der von mir be-

schriebenen fettabsondernden Theile in derselben sich in folgender Weise ausgesprochen hat:

„Da jedoch der Nachweis fehlt, dass diese Alveolen in der That mit in die Mundhöhle tretenden Ausführungsgängen in Verbindung stehen, so muss die Möglichkeit, ja die Wahrscheinlichkeit, dass es sich um einen Theil der in nächster Nähe gelegenen, aber in den Bindehautsack des Auges mündenden Harder'schen Drüse handelt, betont werden, umsomehr, als Loewenthal selbst die Uebereinstimmung mit der Harderschen Drüse hervorhebt" (v. Kölliker's Handb., 6. Aufl., Bd. III., S. 64).

Dass die fraglichen Bauunterschiede der Drüsentheile in der Infraorbitalis der weissen Ratte durchaus nicht auf die Verwechselung mit einem Theile der Harder'schen Drüse fusst, soll gleich näher betont werden.

Aber noch von einem anderen Standpunkte her verdient die Infraorbitaldrüse der weissen Ratte eine besondere Beachtung. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass die Ausführungsgänge derselben mit denjenigen einer anderen weit nach aussen von der Augenhöhle, in der Gegend der Ohrspeicheldrüse gelegenen Drüse gemeinsam münden. Einige sehr kurz gefasste vorläufige Angaben über die zuletzt erwähnte Drüse habe ich in einer Notiz veröffentlicht, die als Erwiderung auf die Arbeit von Lor: „Notes anatomiques sur les glandes de l'orbite" (Journal de l'Anatomie, 1898, Nr. 4) in dem soeben citirten Blatte Aufnahme gefunden hat (A propos des glandes infraorbitaires, ibid. 1899). In der darliegenden Untersuchung sollen diese Angaben in eingehender Weise behandelt und auch vervollständigt werden.

Gl. Infraorbitalis.

Seit der Veröffentlichung meiner ersten auf diese Drüse sich beziehenden Mittheilung (1894), habe ich die fragliche Drüse bei der weissen Ratte noch einige Male untersucht und die dort mitgetheilten Befunde genau bestätigt gefunden. Zunächst hebe ich hervor, dass von einer Verwechselung mit einem losgetrennten Theile der daneben liegenden unteren äusseren Extremität der Harder'schen Drüse gar keine Rede sein kann. Zwar sind die Drüsen, wie ich selbst angegeben habe, nur durch

eine zarte bindegewebige Scheide getrennt (loc. cit., S. 124), doch genügt es, die Präparation behutsam auszuführen und den Sachverhalt mit einer Lupe zu controliren, um eine gröbere Verwechselung zu vermeiden. Die Infraorbitalis lässt sich herauspräpariren, ohne die fragliche bindegewebige Scheide zu verletzen. Auch stechen beide Drüsen durch die Farbe ab, indem die Harder'sche Drüse durch eine mehr orange-gelbliche Nuance sich auszeichnet. Es handelt sich also um zwei räumlich gesonderte Drüsen, die mit durchaus getrennten und an verschiedenen Stellen mündenden Ausführungsgängen versehen sind, wovon gleich die Rede sein wird. Und auch bei mikroskopischer Untersuchung erweisen sich wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Drüsen. Die Infraorbitalis der weissen Ratte ist eine heterogen gebaute Drüse; zwei Arten Drüsentheile kommen in derselben vor. Die einen enthalten Alveolen, die mit sehr engen oft kaum zu unterscheidenden Höhlungen ausgestattet sind. Sowohl die Zellen, als die Zellenkerne sind von sehr verschiedener Grösse, wobei besonders grosse Zellencomplexe, die bald mehrere aneinanderstossende oder theilweise sich deckende, bald grosse und buckelige oder gelappte Kerne enthalten, vertreten sind. In dem stark körnigen Zellenleibe sind meist nur ganz feine und zerstreut liegende Körnchen, die mit Ueberosmiumsäure sich schwärzen, eingebettet. In vielen Zellen sind solche Körnchen gar nicht vertreten. Die anderen Drüsentheile zeichnen sich aus durch das Vorkommen von echten Drüsensäckchen, die mit weiten Höhlungen ausgestattet sind. Das prismatische und eine zierliche alveoläre Structur aufweisende Epithel sondert ein fettiges Secret ab, in dem man an Präparaten, die mit Ueberosmiumsäure behandelt wurden, bald zahlreiche feinere, bald grössere geschwärzte Körner wahrnimmt. Stellenweise bilden dieselben auch grosse Klumpen, die das Lumen der Drüsensäckchen völlig ausfüllen. Ich verweise übrigens, um Wiederholungen zu vermeiden, auf die citirte Mittheilung und die dort beigegebene Fig. 1. Für diejenigen, welche auf photographischem Wege dargestellte Abbildungen als mehr objectiv und beweiskräftig ansehen, möge die nach einer Photographie dargestellte Figur der beigegebenen Tafel bestimmt sein. Das photographische Bild ist absichtlich bei schwacher Vergrösserung (von mir selbst) aufgenommen, um eine grössere Fläche eines

Drüsenschnittes veranschaulichen zu können. Die sehr abweichende Vertheilung, je nach den Läppchen, der compacteren Drüsentheile und der Drüsensäckchen, die mit weiten Höhlungen ausgestattet sind, tritt in solchen Bedingungen übersichtlich hervor. Man sieht ferner, dass die verschieden gebauten Drüsentheile in demselben Drüsenläppchen mehr oder weniger durcheinander geworfen sein können.

Ausser den fraglichen, ihrem Baue nach weit von einander abweichenden Drüsentheilen, kommen in dieser Drüse noch anders beschaffene Inselchen vor, die einer näheren Schilderung werth sind. Es handelt sich nämlich um viel kleinere Alveolen, die bald zu grösseren, bald zu kleineren Inselchen vereinigt sind und zwischen den vorher genannten Drüsentheilen mehr oder weniger zahlreich vorkommen. Von den Drüsensäckchen, die mit weiten Höhlungen versehen sind, unterscheiden sich die fraglichen Alveolen auf den ersten Blick durch die viel engeren Lumina und weit geringeren Grössenverhältnisse, weisen aber auch Unterschiede in Betreff der Beschaffenheit des Epithels. Sowohl die Zellen als die Kerne sind durchschnittlich merkbar kleiner, wobei der Unterschied besonders in der Ausbildung des Zellenleibes besteht. Das Epithel ist nur wenig hoch, cubisch; der innere Rand des Zellenkörpers überschreitet kaum das Niveau des Kernes; das Protoplasma ist feinkörnig und die zierliche alveoläre Structur in dem vorher erwähnten Epithel kommt hier nicht zum Vorschein. In den grösseren Alveolen dieser Art ist der innere Rand des Drüsenepithels regelmässig und scharf gezeichnet, einen feinen Saum bildend. Die nur wenig weiten Lumina enthalten stellenweise hyaline Schollen. Von den grosszelligen compacten Drüsentheilen unterscheiden sich die fraglichen Inselchen ebenfalls durch die weit geringeren Diameter der Alveolen, der Zellen und deren Kerne. Auch bilden in den Alveolen die ganz kleinen Kerne eine regelmässig angeordnete Reihe.

Untersucht man mit schwächeren Objectivsystemen in Balsam aufbewahrte Schnitte durch die ganze Drüse, nach stattgefundener Härtung in starkem Alkohol und Färbung mit Pikrocarmin, so lassen sich die drei erwähnten Arten von Drüsentheilen ohne Schwierigkeit auffinden, indem die mit weiten Höhlungen versehenen Theile als durchlöchert erscheinen und

der Epithelüberzug leicht gelblich gefärbt erscheint; die grosszelligen Drüsentheile unterscheiden sich durch die compacte Beschaffenheit und die grossen durcheinander geworfenen Kerne; während die kleinzelligen Inselchen, da wo vorhanden, durch die intensivere Carminfärbung, die ganz kleinen Kerne und die engen Lumina sich auszeichnen.

Was nun die Deutung der zuletzt geschilderten kleinzelligen Drüsentheile und die eventuelle Stellung derselben zu den zwei anderen Drüsenformen anbetrifft, so ist diese Frage auf rein histologischem Wege gewiss nur schwerlich zu beantworten. Möglicherweise handelt es sich um selbständige, in functioneller Hinsicht von den ersteren abweichende Drüsentheile; aber auch eine andere Möglichkeit kann von vornherein durchaus nicht ausgeschlossen werden. Es könnten nämlich die fraglichen Inselchen jugendlichen und in Ausbildung begriffenen Theilen von Drüsensubstanz entsprechen, die sich späterhin zu den weit grösseren und mit weiten Höhlungen ausgestatteten Alveolen umbilden. Zukünftigen Untersuchungen bleibt es vorbehalten, über diese Frage einen Entscheid zu treffen.

Die Infraorbitalis der weissen Ratte kann somit, ihrem Baue nach, mit der Harder'schen Drüse desselben Thieres durchaus nicht verwechselt werden. Die Aehnlichkeit der Structur bezieht sich, wie ich es ausdrücklich betont habe (vergl. Anat. Anz., Bd. X, S. 125), nur auf die mit weiten Höhlungen versehenen und ein fettiges Secret absondernden Theile der Infraorbitaldrüse. Diese Drüsentheile bilden aber bei weitem nicht den alleinigen Bestandtheil der Drüse, sind in manchen Läppchen nur in knapper Zahl oder garnicht vertreten. In der Harder-schen Drüse desselben Thieres hingegen ist von den characteristischen und so zahlreich in der Infraorbitalis vertretenen grosszelligen Drüsentheilen absolut nichts zu finden.

Um den geschilderten heterogenen Bau der Drüse in recht anschaulicher Weise darzustellen, ist es rathsam, die ganze Drüse und nicht nur vereinzelte, an diesem oder an jenem Lappen angefertigte Schnitte zu untersuchen, ferner auch des unmittelbar nach dem Tode des Thieres gesammelten Materiales sich zu bedienen.

Gehen wir nun zu dem Hauptpunkt dieser Schilderung und namentlich in Betreff des Verlaufes der Ausführungsgänge über.

Wegen der Kleinheit der Drüse und der Feinheit der Ausführungsgänge bei der weissen Ratte kommt man in fraglicher Hinsicht auf anatomischem Wege, vermittelst Scalpel und Lupe, zu keinem Resultate. Es lässt sich nur ermitteln, dass in der Gegend des oberen Winkels der Drüse ein feiner Strang zu Tage tritt und dass dieser Strang von einem kleinen länglichen Drüsenfortsatze begleitet ist (Fig. 2). Die fraglichen Gebilde lassen sich eine kleine Strecke weit, schräg nach oben und innen in der Richtung nach dem äusseren Winkel der Augenlidspalte hin verfolgen und entziehen sich bald der Beobachtung. Nur auf histologischem Wege, indem ich durch den fraglichen Drüsenfortsatz und durch die anliegende Region des äusseren Winkels der Lidspalte eine Reihe von Schnitten in Querrichtung und in Längsrichtung angefertigt hatte, ist es mir gelungen, den Sachverhalt aufzuklären.

Im Bereiche des genannten Drüsenfortsatzes, am oberen Drüsenwinkel, verlaufen nun die Ausführungsgänge, die aber noch nicht in definitiver Zahl und Weise angeordnet sind, indem neue Zweige immer noch aus der Drüsensubstanz hervortreten und in die grösseren Gänge münden. Die letzteren sind nur in ganz knapper Zahl vorhanden und von der eigentlichen Drüsensubstanz durch eine ziemlich dicke Schicht von derberem Bindegewebe getrennt. Der nur wenig hohe Epithelüberzug besteht aus einer Reihe von cylindrischen oder cubisch-cylindrischen Zellen, deren Kerne seitlich abgeplattet sind. Hier und da lassen sich noch an der tiefen Seite des Epithels, zwischen den länglichen Kernen, kleinere und mehr abgerundete Kerne wahrnehmen. Hart bei dem Epithelüberzuge liegen ganz abgeplattete Kerne. Das umgebende Bindegewebe ist derb und vielmehr zellenarm.

Gegen das obere Ende hin des fraglichen Drüsenfortsatzes sind die kleinen Drüsenläppchen hauptsächlich nach innen-unten, die Ausführungsgänge nach aussen-oben gerichtet. Die äussere-obere Kante des Drüsenfortsatzes ist etwas leicht rinnenförmig gestaltet.

Man findet endlich in der Gegend der oberen Spitze des genannten Drüsenfortsatzes etwa drei grössere Ausführungsgänge, die unweit bei einander gelegen sind und in dem umgebenden Bindegewebe schräg nach vorn und oben, allmählich immer mehr aneinanderrückend, verlaufen.

Ferner ist noch zu bemerken, dass der Drüsenfortsatz nicht nur nach oben hin an Dicke abnimmt; auch nach unten hin, an der Vereinigungsstelle mit der Drüse, wird die Zahl der Läppchen spärlicher.

Die etwa in Dreizahl an der Spitze des oberen Drüsenfortsatzes vorhandenen Gänge münden ihrerseits in einen einzigen terminalen Ausführungsgang (Endgang).

Nun hat sich aber die bemerkenswerthe Thatsache herausgestellt, dass dieser Endgang nicht nur auf Kosten der von der Infraorbitalis herstammenden Gänge, sondern noch auf Kosten der Ausführungsgänge einer anderen bei der Ohrspeicheldrüse gelegenen Drüse sich bildet.

Bevor aber den Verlauf und Mündung des Endausführungsganges zu schildern, ist es zweckmässig, zuerst über die andere Drüse und deren Ausführungsgänge eingehender zu berichten.

Aeussere Orbitaldrüse, Nebenohrspeicheldrüse, Gl. orbitalis externa.

Löst man die Hautschicht in der Gegend der Ohrspeicheldrüse ab, so erkennt man etwas schief nach unten und vorn von dem äusseren Ohre eine längliche viereckige Drüse, die von der eigentlichen Parotis durch die tiefgraue und leicht bräunliche Farbe absticht. Die fragliche, der Parotis nur anliegende, aber von derselben durchaus getrennte Drüse ist 14 mm lang, 4—5 mm breit und etwa 0,5 gr schwer. Sie bedeckt den vorderen oberen Randtheil der Ohrspeicheldrüse, einen Theil des Stenon'schen Ganges, des N. facialis und der A. temporalis, wie es in der Fig. 3 veranschaulicht ist. In der Gegend der vorderen-oberen stumpfwinkelig abgerundeten Drüsenkante geht ein dünner, aber mit unbewaffnetem Auge zu unterscheidender Strang ab, den man bis zu der Region der Infraorbitalis verfolgen kann. In diesem Strange verlaufen, wie die mikroskopische Untersuchung darthut, die Ausführungsgänge der Drüse. Es lässt sich ferner, bei Anwendung einer schwachen Lupenvergrösserung, auf anatomischem Wege ermitteln, dass der fragliche Strang den äusseren Rand der Infraorbitalis streift und an den oberen Fortsatz derselben sich anlehnt (Fig. 2). Das

fernere Schicksal dieses Stranges lässt sich nur auf mikroskopischem Wege ermitteln.

Was zunächst die Drüse selbst anlangt, so scheint sie schon anderen Forschern aufgefallen zu sein. S. Mayer insbesondere schreibt in seinem weiter oben citirten Aufsatze, „Adenologische Mittheilungen“, wie folgt:

„Bei der Untersuchung der Parotis von Ratten und Mäusen stellte sich heraus, dass auch diese Drüse kein einheitliches Organ ist, sondern aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen zusammengesetzt ist, von denen ich es vorerst noch unentschieden lassen muss, ob sie gesonderte oder gemeinschaftliche Hauptausführungsgänge besitzen“ (loc. cit., S. 182).

Die einigen Angaben in Betreff der differentiellen Struktur der fraglichen Theile der Parotis sollen weiter unten hervorgehoben werden.

Dass aber bei der Ratte eine von der Parotis vollständig getrennte und mit besonderen Ausführungsgängen ausgestattete Drüse vorhanden ist, dass ferner deren Ausführungsgänge in Gemeinschaft mit denjenigen der Infraorbitalis in den Bindehautsack münden, ist dem genannten Forscher, wie aus dem angeführten Citate ersichtlich, völlig entgangen.

Um etwaige Prioritätsdiscussionen zu vermeiden, betone ich nochmals, dass ich diese Grundthatsache vorläufig und in gedrängter Kürze in einer in dem Journal de l'Anatomie für 1899 erschienenen Notiz angegeben habe.

Sehen wir nun den feineren Bau der Nebenohrspeicheldrüse oder, wie ich sie nennen möchte, der äusseren Orbitaldrüse näher an.

Die Drüse ist nach dem tubulo-acinösen Typus gebaut. Die Drüsenkörner erscheinen je nach der Schnittrichtung bald mehr rundlich, bald oval oder elliptisch gestaltet; die Lumina derselben sind besonders eng. Das Epithel hat theils die Form einer abgestutzten Pyramide, theils sind die Zellen, und namentlich die grösseren, unregelmässig abgerundet (etwa polyedrisch mit abgerundeten Kanten). Bedeutende Unterschiede in Betreff der Zellendurchmesser fallen auf; analoge Unterschiede sind auch an den Kernen wahrzunehmen. So haben die einen etwa 6—8 μ im Durchmesser; die anderen, namhaft grösseren, sind bis etwa

dreimal so stark. Nach diesem Merkmale zu urtheilen, wird es sehr wahrscheinlich, dass die Angaben von S. Mayer über den abweichend gebauten Theil der Parotis der Ratte und Maus in Wirklichkeit die von derselben unabhängige äussere Orbitaldrüse betreffen. Indem S. Mayer bemerkt, dass auch wahre „Riesenkerne“ zum Vorschein kommen, schreibt er ferner:

„Während bei niederen Wirbelthieren das Vorkommen von mehreren Kernen und Riesenkernen in den grossen Hautdrüsen und im Hoden von Triton und Salamandra schon lange bekannt ist, ist bei Säugethieren nur von der Leber des häufigen Vorkommens zweikerniger Drüsenzellen und merklich vergrösserter Zellkerne Erwähnung gethan worden“ (loc. cit., S. 182).

Ich muss daher meine hierher gehörenden Befunde, über welche S. Mayer stillschweigend hinweggeht, in Betreff der Beschaffenheit der Kerne in den Drüsenzellen der Infraorbitaldrüse der weissen Ratte hervorheben (vergl. Anat. Anz., Bd. X, S. 126 und die dort beigegebene Fig. 1).

Analoge Befunde, aber weit nicht so zahlreich und auch nicht in so ausgesprochener Weise, können ebenfalls an der äusseren Orbitaldrüse gemacht werden. An den grösseren Kernen können buckelige Erhabenheiten, Einschnitte und Einkerbungen wahrgenommen werden, wobei die Einwendung, als würden diese Befunde durch eine postmortale Alteration bedingt, durchaus nicht als zutreffend gelten muss; denn sie gelangen nämlich zur Anschauung an unmittelbar nach dem Tode des Thieres herausgeholten und in Sublimat, Sublimat-Pikrinsäure oder Formol gut gehärteten Drüsen. Ferner kann man Kerne wahrnehmen, die kreisförmig an der Oberfläche eingekerbt oder hart aneinandergepresst sind, wobei die Berührungsfläche beiderseits plan gestaltet ist. Diese Befunde scheinen auf eine häufig vorkommende sogenannte direkte Theilung (einfache Theilung, Knospung, ohne Zustandekommen karyokinetischer Erscheinungen) hinzudeuten. Die namhaften Grössenunterschiede der Kerne und das Vorkommen von Gruppen ganz kleiner und aneinanderhaftender Kerne verstärken diesen Schluss.

Der Zellenleib erscheint an gehärteten Präparaten (Alkohol, Formol, Sublimatmischungen) bei mittelstarker Vergrösserung als trübe und körnig beschaffen. Recht deutlich ist die dichte Körnelung zum Beispiel an Sublimatpräparaten nach Färbung mit

Hämatoxylin ausgesprochen, wobei eine ansehnliche Mitfärbung des Zellenkörpers eintritt. Eine mehr oder weniger ausgesprochene Mitfärbung derselben tritt auch nach Färbung mit Alauncarmin und Natronpikrocarmin ein. Bei stärkerer Vergrösserung sind die feinen und dicht angeordneten Körnchen im Zellenleibe noch deutlicher zu unterscheiden. Ausser diesen sehr feinen kommen noch gröbere und viel loser angelegte Körnchen vor, die an manchen Zellen an feinen Sublimatpräparaten nach Färbung mit dem Delafield'schen Hämatoxylin und auch mit Alauncarmin sich demonstriren lassen. Nach Färbung mit Fuchsin, Safranin und Methylenblau treten an Sublimatpräparaten dickere Körnchen hervor, und zwar am zahlreichsten in der Randgegend des Zellenleibes; sie entfärben sich jedoch ziemlich rasch beim Auswaschen und bei der Aufhellung der Präparate, so dass es vielmehr um Imbibitionserscheinungen als um specifische Reaktionen ankommt. Ferner ist noch an den grösseren und besonders grossen Zellen eine eigenthümliche streifige Struktur wahrzunehmen. Die Streifen sind etwa concentrisch angelegt, scheinen sich spitzwinkelig zu kreuzen und sind gewöhnlich nur in einem Theile des Zellenleibes (häufig einem Randtheile) vertreten. Dieser Befund lässt sich recht hübsch an Sublimatpräparaten nach Färbung mit Natronpikrocarmin (von Dr. Grübler in Leipzig bezogen) demonstriren. Ausser den geschilderten Strukturverhältnissen der Zellen, ist noch der ziemlich zahlreich vertretenen, kreisförmig und scharf gezeichneten vakuolenähnlichen Gebilde zu erwähnen. Die Zahl und die Grösse derselben fallen, je nach den Zellen, ziemlich abweichend aus. In einer Zelle können einige solche Gebilde vorkommen. Sie sind durchaus nicht selten in unmittelbarer Nähe des Kernes gelegen, oder dringen in denselben hinein, so dass derselbe ausgehöhlt erscheint. Zuweilen sind diese vakuolenähnlichen Blasen besonders gross und der eingestülpte Kern hat auf dem optischen Querschnitt eine sichelförmige Gestaltung. Auch zwei sichelförmige Kerne können zu diesen Gebilden in Beziehung treten. Nach Färbung mit Hämatoxylin, Alauncarmin, Natronpikrocarmin und anderen Färbemitteln bleiben sie ungefärbt. Auch sind es keine Fetttröpfchen, wie dies mit Osmiumbichromat behandelte Präparate darthun. Allerdings sind nach solcher Behandlung in manchen Zellen gedunkelte Körner, also Fettsubstanz, wahrzunehmen. Doch sind die wahren Fetttröpfchen

nur spärlich vertreten. Meist sind sie fein; hier und da, aber nur selten, kommen auch grössere vor. Aber auch an solchen Präparaten sind die fraglichen vakuolenähnlichen Gebilde zu erkennen und sie bleiben ungeschwärzt.

Die äussere Orbitaldrüse ist somit im Vergleich mit den tubulo-acinösen und mit sehr engen Höhlungen ausgestatteten Drüsentheilen der Infraorbitalis ziemlich ähnlich gebaut, obwohl, wie schon erwähnt, die besonders grossen und grosskernigen Zellen weit weniger zahlreich vertreten zu sein scheinen in der äusseren Orbitaldrüse. Die andere, mit weiten Höhlungen ausgestattete Art von Drüsentheilen, ist im Gegentheil in der zuletzt erwähnten Drüse nicht vertreten; wenigstens ist die fragliche Drüsenart mir nicht aufgefallen.

Ausführungsgänge.

Die feinsten Zweige, die hart an die Drüsenalveolen anstossen, ohne mit dickeren bindegewebigen Scheiden umgeben zu sein, sind mit einem einschichtigen cubischen Epithel ausgekleidet. In den Schaltstücken werden die Epithelzellen noch mehr abgeplattet; die Kerne sind ebenfalls abgeplattet in der Richtung von innen nach aussen.

In den grösseren Zweigen, die aber immer noch an die Drüsensubstanz angrenzen, ist das Epithel cubisch-cylindrisch. Meist sind zwei Kernreihen wahrzunehmen, allerdings an vielen Stellen. Der innere Saum des Epithelüberzuges ist scharf gezeichnet. Am äusseren Theile der Epithelzellen kommt eine allerdings stellenweise ziemlich gut angedeutete Längsstreifung zum Vorschein (Sublimatpräparate).

Die Ausführungsgänge, die in den interlobulären weiteren Interstitien verlaufen, sind in beträchtlich entwickeltes und derbes Bindegewebe eingebettet. Sie sind mit einem niederen Cylinderepithel, an dem man meist zwei Kernreihen wahrnimmt, ausgekleidet. Stellenweise findet man zwischen den gewöhnlichen Zellen kleine Inselchen von breiteren und auch höheren Zellen, deren abgeplattete Kerne gegen die Membrana propria hin verschoben sind; es sind, allem Anscheine nach, Becherzellen. In denselben bindegewebigen Zügen verlaufen ferner Arterien-, Venen- und Nervenstämmchen.

Ausserhalb der Drüse sammeln sich die Ausführungs-

gänge in drei grössere Gänge, die in dem schon erwähnten, an der vorderen oberen Drüsenkante zu Tage tretenden Strange verlaufen (vgl. Fig. 3). Diese drei grösseren Ausführungsgänge sind nahe beieinander gelegen und obwohl in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle hinziehend, ist jeder von denselben mit einer derberen Schicht Bindegewebe umgeben. Das Zwischengewebe ist lockerer angelegt. Der Epithelüberzug ist an diesen Ausführungsgängen nur wenig hoch, cylindrisch. An der tiefen Fläche des Epithelüberzuges findet man eine Lage von rundlichen oder von innen nach aussen abgeplatteten Kernen. Stellenweise kommen in dem Epithel noch Becherzellen vor.

Bis an die äussere Grenze der Infraorbitaldrüse heran, findet man an den Querschnitten durch den fraglichen Strang immer noch drei Ausführungsgänge, wobei nichts neues an ihrem Verlaufe oder ihrer Beschaffenheit zu bemerken ist. Eine Aenderung tritt erst ein, als die Gänge die äussere Extremität dieser Drüse streichen.

An den Schnitten nun durch die äussere Spitze der Infraorbitalis und den angrenzenden von der äusseren Orbitaldrüse herstammenden Strang erkennt man, dass grosszellige Drüsenläppchen von tubulo-acinösem Typus ganz in der Nähe der Ausführungsgänge der äusseren Orbitaldrüse zu liegen kommen und treten zu einem von denselben in engere Beziehung. Es kann dabei in durchaus sicherer Weise festgestellt werden, dass Drüsengänge aus den Läppchen heraustreten und in den einen der Ausführungsgänge der äusseren Orbitaldrüse münden. Die fragliche kleine Gruppe von Drüsenläppchen darf aller Wahrscheinlichkeit nach nicht als ein von der Infraorbitalis gänzlich unabhängiger Drüsencomplex, sondern als ein mehr oder weniger abgesonderter Theil dieser Drüse gedeutet werden, dessen Ausführungsgänge in getrennter Weise in den daneben ziehenden Ausführungsgang der äusseren Orbitaldrüse sich werfen. Die Frage ist übrigens von durchaus untergeordneter Bedeutung, denn beide Drüsen münden ja in einen gemeinschaftlichen terminalen Ausführungsgang.

Vereinigung der Ausführungsgänge der äusseren Orbitaldrüse zu einem Hauptgange.

Weiterhin, im Bereiche der Strecke, die zwischen der äusseren Spitze der Infraorbitalis und dem oberen Fortsatze derselben

begriffen ist, schwinden die soeben erwähnten Drüsenläppchen in unmittelbarer Nähe der Ausführungsgänge der äusseren Orbitaldrüse, und es treten auch neue Aenderungen ein. Die genannten Gänge nähern sich noch mehr aneinander und vereinigen sich unter spitzen Winkeln. Die Zahl derselben wird zuerst auf zwei, dann auf einen einzigen Gang reduzirt. Auf den Längsschnitten, die diesen Ausführungsgang in der fraglichen Gegend berühren, erweist sich derselbe als ein wellig verlaufender und mit Ausbuchtungen versehener Gang, der mit einer derberen bindegewebigen Hülle umgeben ist.

An die Region des oberen Fortsatzes der Infraorbitalis angelangt, lehnt sich nun der Ausführungsgang der äusseren Orbitaldrüse an die aus der zuerst genannten Drüse heraustretenden Gänge, die, wie schon geschildert (vgl. S. 542), zuletzt etwa in Dreizahl vorhanden sind.

An den Querschnitten durch die oberste Spitze des Drüsenfortsatzes der Infraorbitaldrüse, da wo die Drüsensubstanz im Schwinden begriffen ist, sieht man im Ganzen vier beieinander verlaufende Gänge, die in derberes Bindegewebe eingebettet sind. Einer von denselben entspricht dem Ausführungsgange der äusseren Orbitaldrüse, die drei anderen — denjenigen aus der Infraorbitalis.

Vereinigung der Ausführungsgänge der Gl. infraorbitalis mit dem Hauptgange der äusseren Orbitaldrüse.

Weiterhin, in der Richtung nach der Gegend des äusseren Winkels der Lidspalte, vereinigen sich unter spitzen Winkeln zwei von den genannten Gängen mit dem Hauptgange der äusseren Orbitaldrüse, während der dritte eine Strecke weit in der Nähe des grösseren, aus der Verbindung der drei anderen entstandenen Ganges verläuft, um etwas weiter ebenfalls in denselben zu münden (Figur 4).

Die fraglichen, wie man sieht, ziemlich complizirten Verhältnisse lassen sich am geeignetsten auf Querschnitten durch die nach aussen von dem respektiven Augenwinkel fallende Region verfolgen. Es kommen möglicherweise individuelle Abweichungen vor; doch konnte ich in dieser Hinsicht eine grössere Reihe von Ratten nicht untersuchen, und zwar aus dem triftigen Grunde, dass die Zerlegung der ganzen zwischen dem äusseren Augen-

winkel und dem oberen Fortsatze der Infraorbitalis fallenden Region in eine Reihe von aneinanderfolgenden Schnitten sehr zeitraubend ist.

In der Gegend, wo zwei von den Ausführungsgängen der Infraorbitalis mit dem Hauptgange der äusseren Orbitaldrüse sich verbinden, biegen die Gänge mehr nach aussen um (im Verhältniss zu der Hautschicht), so dass an dieser Umbiegungsstelle die fraglichen Ausführungsgänge an Querschnitten tangentiell getroffen werden (Fig. 4).

Der durch die Vereinigung der geschilderten Gänge entstehende Ausführungsgang kann mit dem Namen „Endgang" bezeichnet werden, obwohl, wie schon erwähnt, eine Strecke weiterhin noch ein Gang (der vierte von den an der Umbiegungsstelle wahrzunehmenden Ausführungsgängen) in denselben mündet. Es geschieht dies in der Nähe der Mündungs-Stelle des Endganges.

Verfolgt man an Längsschnitten den Uebergang des Hauptausführungsganges der äusseren Orbitaldrüse in den Endgang, so ergiebt sich, dass der Kanal eine bogenförmige Krümmung beschreibt, deren Oeffnung aussenwärts gerichtet ist, in Uebereinstimmung mit dem Befunde, dass der Endgang in seinem Verlaufe bis zu der Mündungsstelle immer mehr nach aussen sich wendet.

Es sollen ferner noch die Beziehungen des Hauptganges der äusseren Orbitaldrüse und des Endganges zu einem Venenstämmchen betont werden. An der Aussenseite des genannten Hauptganges verläuft nämlich ein Venenstämmchen, das weiterhin im Verhältniss zu dem Endgange nach innen zu liegen kommt. Es findet somit eine Kreuzung dieser Kanäle statt.

Der Epithelüberzug des Endganges bildet eine beträchtlich dicke Schicht, die aber nicht an allen Stellen dieselbe Dicke besitzt. Gegen das Lumen hin tritt am Epithelüberzuge ein scharf gezeichneter cuticulärer Saum hervor. Das Epithel ist zwei-, drei- oder mehrschichtig. An den weniger dicken Stellen desselben findet man zwei bis drei Kernreihen; an den dickeren — etwa vier oder fünf Kernreihen. In der Nähe des Epithelüberzuges liegen in dem angrenzenden Bindegewebe ganz abgeplattete Kerne. Der Endgang ist etwa in dem mittleren Theile seines Verlaufes erweitert. Sein Querschnitt ist an gehärteten Präpa-

raten meist unregelmässig abgeplattet; die innere Kante ist theilweise wellig gekrümmt.

Die Mündung des Endganges findet an der Bindehaut im Bereiche des äusseren Augenwinkels statt.

Zusammenfassung.

Es ergiebt sich aus der darliegenden Untersuchung die allgemeinere Thatsache, dass bei der weissen Ratte ausser der Gl. infraorbitalis, noch eine andere in der Gegend der Ohrspeicheldrüse sich vorfindende Drüse zu der Augenhöhle in Beziehung steht. Es ist daher angemessen, diese Drüse mit der Benennung äussere Orbitaldrüse (Gl. orbitalis externa) zu bezeichnen.

Die Infraorbitalis und die äussere Orbitaldrüse münden merkwürdigerweise in denselben Endgang im Bereiche des äusseren Augenwinkels.

Die Infraorbitalis der weissen Ratte ist somit eine Augenhöhlendrüse, doch ist sie von der Harder'schen Drüse durchaus getrennt und mit selbständigen Ausführungsgängen ausgestattet; auch mündet sie gerade an der entgegengelegenen Region der Augenhöhle, nicht im Bereiche des inneren, wie die Harder'sche Drüse, sondern des äusseren Augenwinkels.

Die von mir beschriebenen Befunde des heterogenen Baues der Infraorbitalis der weissen Ratte beruhen somit durchaus nicht auf irgend welcher Verwechselung mit einem Theile der Harder-schen Drüse.

Wie kommt es nun, dass zwei so fern von einander gelegene Drüsen, wie die Infraorbitalis und die äussere Orbitaldrüse der weissen Ratte in denselben Endgang münden? Diese Frage kann nur auf entwickelungsgeschichtlichem Wege aufgeklärt werden. An und für sich ist dieser Befund nicht besonders befremdend. Wissen wir ja doch, dass der Ductus choledochus und der Wirsung'sche Gang mit einer gemeinschaftlichen Oeffnung münden.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXV.

Fig. 1. Theil eines Schnittes durch die Infraorbitalis der weissen Ratte, photographirt mit einem Reichert'schen mikrophotographischen Apparate. Vergr. 86. Die verschiedenartig gebauten Drüsentheile gelangen zur Anschauung, wobei man sich überzeugen kann, dass Alveolen von weit abweichender Structur in demselben Drüsenlappen vorkommen können.

Fig. 2. Gl. infraorbitalis, ausgebreitet und die Läppchen zum Theil auseinandergelegt. Vergrössert. *äuss. sp.* = Aeussere Drüsenextremität; *ob. Fort.* = oberer Drüsenfortsatz; *str.* = Strang aus der äusseren Orbitaldrüse.

Fig. 3. Topographische Lage der im Text beschriebenen Drüsen. *Gl. inf.* = Gl. infraorbitalis. *Gl. orb. ext.* = Aeussere Orbitaldrüse; *str.* = Strang, in dem die Ausführungsgänge dieser Drüse verlaufen. *Par.* = Parotis. *D. St.* = Stenon'scher Gang. *N. f.* = N. facialis.

Fig. 4. Aus einem Schnitte durch die Gegend des äusseren Augenwinkels. Vergr. 18. Man sieht die vier im Text beschriebenen Ausführungsgänge (*Ag.*), von denen zwei in Verbindung begriffen sind; der dritte, ganz nahe daneben gelegene vereinigt sich bald mit den anderen, während der vierte Gang noch in einiger Entfernung gelegen ist. *V.* = Venenstämmchen. *Ar.* = Feine Arteriolen. *N.* = Nerv. *N'* = Feineres Nervenstämmchen. *g. M.* = Glattes Muskelgewebe.

Anmerkung zu der Tafelerklärung.

In der nach einer Photographie reproducirten Fig. 1 scheinen die Kerne in einem Drüsenläppchen (s. links oben, gegen den Rand hin) von besonders eckiger Gestaltung zu sein. Dieses so scharf in der Reproduction, nicht aber in der Photographie hervortretende Aussehen kann durch den Umstand bedingt worden sein, dass die Kerncontouren in der letzteren wegen Focusverschiedenheiten nicht an allen Stellen scharf genug gezeichnet sind.

(Aus dem anatomischen Institut in Kiel.)

Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen.

Von

Dr. **Friedr. Meves.**

Hierzu Tafel XXVI und XXVII und 2 Figuren im Text.

Inhalts-Verzeichniss.

Einleitung.

v. la Valette St. George hat 1867 in Spermatiden besonders von Insekten ein Gebilde beschrieben, welches bei der Entstehung der Spermie zu dem Schwanzfaden in Beziehung tritt.

Er bezeichnete dasselbe als „Nebenkörper", hat aber später den von Bütschli (71) gebrauchten Ausdruck „Nebenkern" dafür acceptirt.

Es ist bekannt, dass in der Folgezeit vielfach Einschlüsse der Samenzelle, welchen eine ganz andere Bedeutung zukommt, irrthümlicher Weise mit dem von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern homologisirt worden sind. Jedoch ist es trotz verschiedentlicher Versuche (Calkins 95, v. Erlanger 96, 97. 1) bisher noch nicht gelungen, die auf diesem Gebiet herrschende Konfusion zu beseitigen.

Wenn man ermitteln will, ob ein in den Spermatiden vorkommendes Gebilde als Nebenkern zu bezeichnen ist, muss man versuchen, sich über zweierlei Punkte Aufklärung zu verschaffen: einmal über die Entstehung des Gebildes und zweitens über die Rolle, welche ihm beim Aufbau der Spermie zuertheilt ist.

Was zunächst den letzteren Punkt anlangt, so kommt der Nebenkern bei der Bildung der Spermie hinter dem Kopf zu liegen und wird zur Umhüllung des intracellularen Theils des Schwanzes bezw. des aus den Centralkörpern hervorgehenden „Mittelstücks" verwendet.

Seine Entstehung ist von v. la Valette St. George, zuerst 1886 bei Blatta, aufgeklärt. v. la Valette St. George konstatirte, dass der Nebenkern sich aus Körnern, Cytomicrosomen, bildet, welche schon in den Spermatocyten vorhanden sind.

Dieselben Körner sind später von verschiedenen Untersuchern gesehen worden. Neuerdings hat sie Benda (97, 98. 1 und 2, 99) in sämmtlichen Generationen der Samenzellen bei vielen Thieren, Wirbellosen und besonders Wirbelthieren, durch ein besonderes Färbungsverfahren dargestellt und als Mitochondrien beschrieben (von μίτος Faden und χόνδριον Korn, weil die Körner sich mit Vorliebe zu Fäden aneinander reihen; diese Fäden können als Chondromiten bezeichnet werden). Jedoch hat Benda die Identität seiner Mitochondrien mit den Cytomicrosomen von v. la Valette St. George nicht erkannt und ihre genetische Beziehung zum Nebenkern nicht festgestellt.

Mir sind dieselben Körner in den Hodenzellen verschiedener Thiere aus eigener Anschauung schon seit mehreren Jahren, besonders seit 1897, bekannt; ich habe aber bisher keine Gelegenheit gefunden, meine Beobachtungen zu veröffentlichen.

Die Befunde, die ich im folgenden mittheile, beziehen sich auf Paludina vivipara (Prosobranchien) und Pygaera bucephala (Lepidopteren). Bei jedem Thier werde ich zunächst das Verhalten der Körner in den Spermatocyten besonders während der Mitose, darauf das Verhalten des aus ihnen hervorgehenden Nebenkerns in den Spermatiden beschreiben.

Dabei gebrauche ich für die Körner die Benda'sche Bezeichnung Mitochondrien. Den aus ihnen entstehenden Nebenkern nenne ich den Mitochondrienkörper. Diesen Ausdruck ziehe ich dem Namen Nebenkern deshalb vor, weil letzterer zu wenig bezeichnend ist und mit demselben Recht auf jedes andere neben dem Kern vorkommende Gebilde angewendet werden kann.

Schliesslich will ich versuchen, vom heutigen Standpunkt unserer Kenntnisse die umfangreiche Literatur des sog. „Nebenkerns" der Samenzellen einer kritischen Sichtung zu unterwerfen.

A. Paludina vivipara.

Paludina vivipara ist bekanntlich durch den Besitz zweier verschiedener Arten von Samenfäden ausgezeichnet, welche man als haarförmige und wurmförmige unterscheidet. Die Generationsfolge der Zellen, welche den Spermatiden beider Arten von Samenfäden in der Entwicklung vorausgehen, ist bisher noch nirgends richtig dargestellt worden. Ich verschiebe es auf eine folgende Arbeit, mich mit den früheren Untersuchern (Duval 79, M. v. Brunn 84, Koehler 92, Auerbach 96) über diesen Punkt auseinanderzusetzen und theile hier nur kurz folgendes mit.

Wie bei anderen Thieren, so kann man auch bei Paludina in der Entwicklung der Samenzellen drei Perioden, eine Vermehrungs-, eine Wachsthums- und eine Reifungsperiode unterscheiden.

Die Vermehrungsperiode, während welcher die Ursamenzellen oder Spermatogonien sich durch wiederholte Theilung vermehren, ist bei Paludina den Ahnenzellen beider Arten von Samenfäden gemeinschaftlich.

Erst mit dem Eintritt in die zweite oder Wachsthumsperiode geht die Entwicklung in zwei Reihen auseinander; die Zellen der einen Reihe erfahren während der Wachsthumsperiode eine verhältnissmässig geringe, die der anderen dagegen eine ausserordentlich starke Grössenzunahme.

Die Zellen beider Reihen treten darauf als Spermatocyten in die Reifungsperiode ein und theilen sich zweimal hinter einander; die Tochterzellen der zweiten Theilung sind die Spermatiden, welche sich in Samenfäden umwandeln. Und zwar gehen aus den Spermatiden der ersten Reihe, deren Zellen sich während der Wachsthumsperiode verhältnissmässig wenig vergrössert haben, die haarförmigen Samenfäden hervor, während die zweite Reihe mit der Bildung der wurmförmigen Samenfäden abschliesst.

Das Verhalten der Mitochondrien ist in den Spermatocyten und Spermatiden beider Entwicklungsreihen sehr verschieden. Ich will es zuerst in den Spermatocyten schildern und dabei mit derjenigen Reihe anfangen, welche die haarförmigen Samenfäden liefert.

Die Präparate, welche der folgenden Schilderung zu Grunde liegen, stammen von Hoden, die mit Sublimat-Eisessig fixirt sind. Zur Tinktion ist die Eisenhämatoxylinmethode nach M. Heidenhain (mit Bordeaux-Vorfärbung) in Anwendung gekommen. Es muss bemerkt werden, dass für die Darstellung der Mitochondrien durch Eisenhämatoxylin ebenso wie für die der Centralkörper sehr viel darauf ankommt, den richtigen Ausziehungsgrad bei der Differenzirung zu treffen.

I. Verhalten der Mitochondrien in den Spermatocyten,

a) in denjenigen, welche haarförmige Samenfäden liefern.

Die Zellsubstanz der Spermatogonien (Fig. 1) enthält ausser dem Kern und einem Idiozom, welches zwei Centralkörper einschliesst, in der Umgebung des letzteren ziemlich zahlreiche sehr kleine Körner, Mitochondrien, welche durch Eisenhämatoxylin nur schwach färbbar sind.

Indem die Spermatogonien in die Wachsthumsperiode übertreten, nehmen diejenigen von ihnen, deren Enkelzellen bestimmt sind, sich in haarförmige Samenfäden umzuwandeln, wie schon erwähnt, verhältnissmässig nur wenig an Grösse zu. Schon sehr bald werden Veränderungen an ihnen sichtbar, welche das Herannahen einer Mitose, der ersten Reifungstheilung, andeuten, darin bestehend, dass das Chromatin des Kerns in das Knäuelstadium eintritt. Gleichzeitig werden die anfangs kleinen, undeutlich und verwaschen aussehenden Mitochondrien grösser und intensiv färb-

bar; jedoch lassen sie auch jetzt noch keine besondere Anordnung erkennen.

Erst im weitern Verlauf der Prophase der ersten Reifungstheilung beginnen sie sich zu Fäden (Chondromiten, Benda) aneinander zu reihen. Diese Fäden schliessen sich weiterhin zu Ringen zusammen, welche in der Umgebung des Idiozoms gelegen sind.

Die Ringe sind anfangs zahlreich und klein; im weiteren Verlauf der Prophase nehmen sie an Zahl ab und werden grösser. Sie erscheinen nunmehr (Fig. 8, 9) meistens stark in die Länge gezogen, sodass sie den Eindruck von Doppelfäden machen.

Nach Schwund der Kernmembran (Fig. 11) findet man die Chromosomen zunächst an einer Stelle dicht zusammengedrängt frei in der Zellsubstanz; daneben liegen, ebenfalls auf einem Haufen, die aus den Mitochondrien hervorgegangenen Reifen oder Doppelfäden.

Auf einem folgenden Stadium haben die Chromosomen sich zum Mutterstern angeordnet; die Doppelfäden liegen in der Peripherie der Zelle in unregelmässiger Anordnung um die Theilungsfigur herum (Fig. 12, 13 [Polansicht], 14).

Ich habe versucht, die Zahl der Doppelfäden auf diesem Stadium, auf welchem sie in der ganzen Zelle vertheilt sind, zu bestimmen; einige Male habe ich ca. 8 gezählt, welche ungefähr gleich lang zu sein schienen. In anderen Fällen fand ich weniger und von ungleicher Länge; vielfach schienen zwei Doppelfäden an ihren Enden mit einander verschmolzen zu sein.

Als ich Bilder wie Fig. 12—14 zuerst sah, erwartete ich den weitern Fortgang des Processes in der Weise, dass die Spalthälften der Chondromiten in den folgenden Theilungsstadien auf die beiden Tochterzellen vertheilt würden. Diese Erwartung hat sich aber nicht bestätigt. Die Doppelfäden verhalten sich vielmehr folgendermaassen. Sie geben, nachdem die Tochterchromosomen auseinander gerückt sind, ihre periphere Anordnung in der Zelle auf und vertheilen sich über die Oberfläche und im Innern des von den Verbindungsfasern gebildeten Complexes, wobei sie sich bestreben, eine ungefähr parallele Lage zur Spindelaxe einzunehmen; vergl. die Figuren 17—18; die Verbindungsfasern sind bei der angewandten Behandlung (Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin) nicht zu erkennen.

Bei der eben beschriebenen Umlagerung kommt nicht etwa die Mitte jedes Doppelfadens in dem Aequator der Zelle zu liegen. Die Anordnung der Doppelfäden ist vielmehr, anscheinend wenigstens, eine sehr regellose. Nichtsdestoweniger findet man, wenn die Durchschnürung vor sich geht, dass beide Tochterzellen gleiche oder annähernd gleiche Antheile der Fäden bekommen.

Bei der Durchschnürung werden die im Aequator befindlichen Theile der Chondromiten zu dünnen Strängen ausgezogen (Fig. 19). Diese Stränge hängen nach vollzogener Theilung (ebenso wie die in meinen Sublimat-Eisessig-Präparaten nicht erkennbaren Reste der Verbindungsfasern) vielfach noch eine Zeit lang durch Vermittelung des Zwischenkörperchens zusammen (Figur 20).

Nach Abschluss der ersten Reifungstheilung setzt die zweite ein, ohne dass ein eigentliches Ruhestadium des Kerns durchlaufen würde. Auch die Doppelfäden lösen sich nicht etwa in ihre Konstituenten auf, sondern bleiben an einer Seite des Kerns zusammengehäuft. Jedoch treten sie während der zweiten Reifungstheilung nicht etwa in der halben, sondern wieder in der gleichen oder annähernd der gleichen Zahl auf wie bei der ersten. Auch im übrigen ist ihr Verhalten das gleiche (Fig. 22—29).

Die Zelltheilung derjenigen Spermatocyten, welche die haarförmigen Samenfäden liefern, ist schon früher von Platner (89. 1) und Auerbach (96) studirt worden. Die Reifen bezw. Doppelfäden, welche aus den Mitochondrien hervorgehen, sind aber von ihnen ebenso wenig wie die Mitochondrien selbst in der ruhenden Zelle gesehen worden.

Platner hat 89 die Zelltheilung bei Limax, Helix und Paludina untersucht und angegeben, dass bei den ersteren beiden Thieren der „Nebenkern“ im Beginn der Mitose in Stäbchen zerfällt, deren Zahl die Hälfte der Chromosomenzahl betragen soll. Die Stäbchen rücken nach Platner in zwei gleich grossen Gruppen im Gefolge der Centralkörper auseinander, theilen sich durch Längsspaltung und ordnen sich radienartig um die Pole der Spindel.

Hierzu möchte ich bemerken, dass die von mir beschriebenen

Chondromiten keineswegs identisch sind mit den Stäben, welche nach Platner durch Zerfall des „Nebenkerns“ entstehen sollen. Von dem „Nebenkern“, welchen Platner in Spermatocyten von Mollusken beschrieben hat, wissen wir heutzutage, dass er einem Idiozom entspricht. Von dem Idiozom aber ist bekannt, dass es sich im Beginn der Mitose in Theilstücke zerlegt, welche sich auf die Tochterzellen vertheilen. Auf ein derartiges Verhalten, welches speciell für das Idiozom der Spermatocyten von Helix von Murray (98) konstatirt ist, dürfte die Schilderung Platner's der Hauptsache nach zu beziehen sein.

Auerbach (96) hat von der Zelltheilung bei Paludina (nach Fixirung mit Sublimat und Doppelfärbung) eine Beschreibung gegeben, welche besonders auf die Spermatogonien Bezug haben soll; er giebt aber an, dass die Theilungen der Spermatocyten im grossen und ganzen ebenso wie die der Spermatogonien verlaufen.

Im Beginn der Mitose soll sich nach Auerbach ein „Nebenkern“ durch einfache Verdichtung des Cytoplasmas bilden, „keineswegs aus einem eigenartigen, in die Zellsubstanz eingesprengten Material“. Während er dem Kern anfangs sichelförmig angelagert sei, ziehe er sich später unter fortwährender Verdichtung zu einem rundlichen Gebilde zusammen, welches frei in der Zellsubstanz liege. Sobald seine Bildung beendet sei, beginne die eigentliche Mitose mit einer mächtigen Anschwellung des Kernbläschens. Hierdurch werde der „Nebenkern“ mehr und mehr peripherwärts verdrängt, bis er schliesslich die Zellmembran berühre. Weiterhin werde er sogar unter wachsendem Druck seitens des anschwellenden Kerns in eine andere Form gepresst, nämlich in diejenige eines plankonvexen oder konkav-konvexen Meniscus, der im optischen Querschnitt sichelförmig erscheine und zwischen Kerngrenze und Zellmembran eingezwängt sei. Dieser Meniscus erfahre dann später in der Zeit zwischen dem Schleifen- und dem Spindelstadium eine Theilung in zwei gleiche Portionen, die sich nach zwei gegenüberliegenden Polen der Zelle hinbegeben, von wo aus sie durch Ausstrahlungen ihrer Substanzen gemeinsam die Faserspindel formiren.

Ich muss gestehen, dass ich nicht recht weiss, was ich mit dieser Schilderung anfangen soll. Sie kann nur dadurch zu Stande gekommen sein, dass Auerbach bei dem Versuch, die

auf einander folgenden Theilungsstadien aneinander zu reihen, Zellen verschiedener Generationen durcheinander geworfen hat. Ich gedenke auf diesen Punkt in meiner späteren Mittheilung zurückzukommen; hier beschränke ich mich darauf zu konstatiren, dass auch Auerbach von den von mir beschriebenen Chondromiten nichts wahrgenommen hat.

b) Verhalten der Mitochondrien in denjenigen Spermatocyten, welche wurmförmige Samenfäden liefern.

Diejenigen Spermatogonien des Paludinahodens, welche die Ahnenzellen der wurmförmigen Spermien darstellen, erfahren während der Wachsthumsperiode eine ausserordentlich starke Grössenzunahme (Fig. 46, 47). An dieser participiren auch die Centralkörper und das Idiozom. Letzteres erleidet mit dem Herannahen der ersten Reifungstheilung einen Zerfall (Fig. 47, 48). Gleichzeitig häufen sich die Mitochondrien, z. T. kleine Ketten bildend, in der Umgebung des Idiozoms an.

Während der auf Fig. 48 folgenden Theilungsstadien nehmen sie keine irgendwie besonders hervortretende Anordnung an, sondern verstreuen sich einzeln durch die ganze Zelle hindurch. So sieht man sie noch auf dem Dyasterstadium der ersten Reifungstheilung, welches in Fig. 49 dargestellt ist.

Da ich die höchst interessanten Reifungstheilungen der grossen Zellgeneration in einer späteren Arbeit ausführlich behandeln will, beschränke ich mich hier auf diese Angaben. Ich möchte nur noch darauf hinweisen, dass auf dem Dyasterstadium der ersten Theilung, welches ich in Fig. 49 abgebildet habe, die grossen Centralkörper der Fig. 48 in eine Anzahl kleinerer Körner zerfallen sind. Diese Erscheinung bedeutet eine Vorbereitung für den Umwandlungsprocess der Spermatide in die Spermie, insofern als nach Ablauf auch der zweiten Reifungstheilung je ein Centralkörperkorn einem Faden des Wimperbüschels der wurmförmigen Spermie zum Ursprung dient.

Literaturangaben über die Mitochondrien dieser Zellen liegen nicht vor.

II. Verhalten der Mitochondrien bei der Histogenese der Samenfäden,

a) der haarförmigen Samenfäden.

Eine Spermatide der haarförmigen Generation gleich nach Ablauf der zweiten Reifungstheilung habe ich in Fig. 30 dargestellt. Bevor ich das Verhalten der Mitochondrien bei der Histogenese der Samenfäden beschreibe, seien zuerst einige Worte über dasjenige des Kerns und der Centralkörper vorausgeschickt.

Kern. In dem Kern findet sich das Chromatin auf dem Stadium der Fig. 30 in einzelnen Brocken vertheilt, welche in ihrer Lage die Kernmembran bevorzugen. In der Folge breitet es sich an der Kernmembran zu einer gleichmässigen Schicht aus (Fig. 31, 32). Diese Schicht zieht sich darauf von dem hinteren (in den Figuren oberen) Pol der etwas in die Länge gestreckten Kernblase vollständig zurück, sodass sie nunmehr nach hinten zu plötzlich mit scharf abgestutztem Rand aufhört. Die Kernblase beginnt dann sich unter Verdichtung (oder Ausstossung?) des Kernsaftes zu verkleinern (Fig. 35, 36). Die hinteren Ränder der Chromatinschicht nähern sich dabei einander immer mehr bis beinahe zur völligen Berührung; die Chromatinschicht selbst wird dicker. Diese Verkleinerung der Kernblase und die damit einhergehende Verdickung ihrer Wand schreitet immer weiter fort (Fig. 37, 38, 39). Jedoch bleibt in der Mitte des Kerns noch lange Zeit eine kleine von Kernsaft erfüllte Höhle bestehen; auch dann noch, wenn der Kern beginnt (Fig. 40) sich zum Spermienkopf in die Länge zu strecken.

Centralkörper. Die wahrscheinlich doppelten Centralkörper liegen schon in den Telophasen der zweiten Reifungstheilung und nach Ablauf derselben in der Spermatide unmittelbar unter der Zellperipherie. Von ihnen wächst extracellulär ein feines Fädchen als Anlage des Schwanzes aus (Fig. 31). Später wandern die Centralkörper von der Zellperipherie auf den Kern zu (Fig. 32). In Fig. 33 und 34 sind sie dem hinteren Pol des Kerns angelagert, hier aber deswegen nicht zu erkennen, weil sie von den Chondromiten bezw. den aus ihnen hervorgegangenen Bildungen verdeckt werden.

Auf einem weiteren Stadium wachsen die Centralkörper, hauptsächlich nach hinten, in einen Stab aus, welcher bald mit

seinem hinteren Ende die Zellwand erreicht und weiterhin in demselben Maasse wie die ganze Zelle an Länge zunimmt. In seinen hinteren Theilen verläuft er später häufig geschlängelt. Nach vorne erstreckt er sich mit verdünntem, an der Spitze kugelförmig angeschwollenem Ende in den von den Rändern der Chromatinblase gebildeten Kanal hinein, bis an die centrale Kernhöhle heran (Fig. 36—40).

Dieser Stab bildet die Axe des „Mittelstücks" (M. v. Brunn) der reifen Spermie.

In welchem Verhältniss die wahrscheinlich auch bei Paludina doppelten Centralkörper der Spermatide sich am Aufbau des Stabes betheiligen, habe ich bisher nicht feststellen können.

Mitochondrien. Die Mitochondrien der Spermatide sind auf dem Stadium der Fig. 30 noch von der letzten Reifungstheilung her in Doppelfäden angeordnet, welche an einer Stelle mehr oder weniger dicht zusammengehäuft sind; in einigen Fällen, in denen sie lockerer lagen, habe ich ihre Zahl auf vier bestimmen können.

Aus diesen Fäden gehen auf einem nächsten Stadium in einer nicht näher anzugebenden Art und Weise eine Anzahl kleiner Bläschen hervor; in Fig. 33 liegen anscheinend acht kleine Ringe vor, die aber in Wirklichkeit ebenso viele Bläschen darstellen. Diese Bläschen liegen gruppirt um die Centralkörper, welche sich mittlerweile dem Kern angelagert haben.

Sie nehmen weiterhin an Zahl ab, dafür aber an Grösse zu. Auf dem Stadium der Fig. 35, wo die Centralkörper bereits begonnen haben zu einem Stab auszuwachsen, sind nur noch vier vorhanden.

Diese vier Bläschen lassen den Centralkörperstab anfangs frei zwischen sich hindurch ziehen. Später aber schliessen sie sich auf seiner ganzen Länge eng an ihn an, wobei sie sich mit ihren Wänden aneinander legen und verschmelzen. Mit dem weiteren Wachsthum des Centralkörperstabes strecken sie sich in gleichem Maass wie dieser zu immer dünner werdenden Röhren in die Länge. Die Röhren lassen anfangs kurz vor dem hinteren Ende eine Auftreibung erkennen, welche jedoch mehr und mehr verstreicht, je stärker der Centralkörperstab in die Länge wächst. Schliesslich sind die vier Bläschen der Fig. 35 in eine cylindrische auf dem Querschnitt viergetheilte Umhüllung des die

Axe des „Mittelstücks“ der reifen Spermie bildenden Centralkörperstabes umgewandelt.

Das oben geschilderte Verhalten des Kerns ist bisher nur unvollständig, das der Centralkörper überhaupt nicht beschrieben worden.

Platner hat (89. 1) geglaubt in einem Körper, welcher sich zum „Spitzentheil“ des Kopfes entwickelt, das „Centrosom“ der Spermatide vor sich zu haben. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass es sich um das Idiozom gehandelt hat, welches ich hier in Fig. 36, 38, 39 abgebildet, in seinem Verhalten aber bisher nicht verfolgt habe.

Was die Chondromiten bezw. die aus ihnen hervorgehenden Bildungen anlangt, so hat M. v. Brunn 1884 zuerst an Zupfpräparaten, welche den Dämpfen von Osmiumsäure ausgesetzt und dann mit Boraxkarmin gefärbt waren, vier stark glänzende Körnchen beschrieben, welche dem Kern dicht anliegen und die Ecken eines winzigen Quadrats bilden, aus dessen Mitte der Schwanzfaden hervortritt. Er schildert weiter, dass die Körnchen mehr und mehr in kurze Stäbchen übergehen, deren periphere dickere Enden den stärksten Glanz besitzen; nach dem Kern zu nimmt Stärke wie Glanz allmählich ab. Auf einem nächsten Stadium erscheinen die Stäbchen als ein rings geschlossener nach hinten sich verbreiternder Fortsatz des Kerns. Die weitere Entwicklung besteht darin, dass der Kernfortsatz in der Richtung des Schwanzfadens sich verlängert. Der vordere dünne Theil des Fortsatzes wird stärker; wenn der Fortsatz den Schwanzfaden in einer bestimmten Länge umwachsen hat, hat er überall eine gleichmässige Stärke angenommen.

Platner (89. 1) leitet die vier Körnchen irrthümlich von Spindelfasern ab, giebt aber richtig an, dass sie das Homologon des von v. la Valette St. George bei Arthropoden beschriebenen Nebenkerns darstellen, dessen Existenz von M. von Brunn überhaupt geleugnet wird. Ihr Verhalten bei der Histogenese der Spermie beschreibt er wie M. v. Brunn.

Auerbach (96) behauptet irrthümlich, dass „durch Verdichtung des Cytoplasmas“ zuerst ein einziger runder „Nebenkern“ entsteht, welcher sich erst später durch zwei auf einander senkrechte Furchen in vier Lappen theilt. Seine Beschreibung des weiteren Verhaltens der vier „Lappen“ enthält nichts neues.

b) Verhalten der Mitochondrien bei der Histogenese der wurmförmigen Samenfäden.

Den Umwandlungsprocess der wurmförmigen Samenfäden will ich ebenso wie die Theilungen der grossen Spermatocytengeneration an anderer Stelle ausführlich behandeln. Jedoch liegt mir daran, schon hier das bei diesem Umwandlungsprocess zu beobachtende Verhalten der Mitochondrien kurz zu beschreiben. Dafür ist es nöthig auch einiges über Kern und Centralkörper mitzutheilen.

Fig. 50 zeigt eine Spermatide, welche bereits die Umwandlung in einen wurmförmigen Samenfaden begonnen hat. Der kleine Kern dieser Zelle enthält nur einen geringen Theil des Chromatins, welches bei der zweiten Reifungstheilung in die Tochterzellen überging. Der grössere Theil ist verstreut in den Tochterzellen liegen geblieben und auf diesem Stadium bereits zu Grunde gegangen. Der Kern wird unter beständiger Verkleinerung zum Kopf des Samenfadens.

Ausser dem Kern umschliesst die Zellsubstanz einen rundlichen Körper (unten links), von dem ich einstweilen noch nicht sagen kann, welche Bedeutung ihm zukommt.

Unmittelbar unter der Zellwand liegen ferner an einer Stelle eine Anzahl kurzer Stäbchen, welche aus den Körnern hervorgegangen sind, in welche die grossen Centralkörper der Fig. 48 bereits auf dem Dyasterstadium der ersten Reifungstheilung (Fig. 49) zerfallen waren. Sämmtliche Stäbchen stehen senkrecht zur Kernwand; von ihren an die Zellwand anstossenden Enden geht je ein feiner Faden extracellulär ab.

Diese Stäbchen nehmen nun in der Folge etwas an Länge zu und schnüren sich gleichzeitig hantelförmig ein; ihre gegen das Zellinnere zu gerichteten Enden treten dabei mit dem Kern in Verbindung, welcher schon vorher in die Nähe der Stäbchen gerückt war.

Weiter wachsen die Stiele der Hanteln zu dünnen Fäden aus; in demselben Maasse, wie sie an Länge zunehmen, rückt der (immer kleiner werdende) Kern in den entgegengesetzten Theil der Zelle.

Die Mitochondrien haben sich nach der zweiten Reifungstheilung an einer Stelle in der Nähe der Centralkörperstäbchen zusammengehäuft. Wenn nun die Stiele der aus den

Stäbchen hervorgehenden Hanteln beginnen zu langen Fäden auszuwachsen, lagern sich die Mitochondrien diesen Fäden auf und bilden Querbänder, deren Anzahl um so grösser wird, je mehr der intracellulare Theil des Samenfadens an Länge zunimmt. Ob diese Querbänder sich später, wie dies bei Säugethieren der Fall ist, zu einer Spirale zusammenschliessen, darüber vermag ich einstweilen noch nichts anzugeben.

Eine Querstreifung ist an den wurmförmigen Spermien schon von M. v. Brunn (84. 2, Fig. 13d auf Tafel 21) nach Fixirung in Sublimat und Färbung mit wässrigem Hämatoxylin wahrgenommen worden. Auerbach (96) spricht von einer feinen Ringelung; auch er ist ebenso wenig wie ich darüber ins Reine gekommen, ob sehr flache Spiralwindungen oder geschlossene, aneinander gereihte Ringe vorliegen.

Die Anhäufung der Mitochondrien auf den Anfangsstadien des Umwandlungsprocesses (Fig. 50) ist dagegen bisher nicht gesehen worden; was Platner (89. 1) als Nebenkern bezeichnet und mit dem von v. la Valette St. George entdeckten Gebilde homologisirt, ist der in Fig. 50 (unten links) dargestellte rundliche Körper, welcher aber mit dem eigentlichen Nebenkern, d. i. der Mitochondrienanhäufung, nichts zu thun hat.

Ein weiteres Eingehen auf die Literatur über die Histogenese der wurmförmigen Samenfäden (Duval 79, M. v. Brunn 84, Platner 89. 1, Koehler 92, Auerbach 96, v. Erlanger 97. 2) will ich auf meine ausführliche Arbeit über diesen Gegenstand verschieben. Hier bemerke ich nur noch, dass ich von der von Auerbach (96) beschriebenen „Syntaxis“ der haar- und der wurmförmigen Samenfäden nichts wahrgenommen habe und glaube, dass Auerbach einem Irrthum zum Opfer gefallen ist.

B. Pygaera bucephala.

Bei den Lepidopteren habe ich die interessante Thatsache feststellen können, dass auch hier wie bei den Prosobranchien vom Beginn der Wachsthumsperiode an zwei Reihen von Spermatocyten vorhanden sind, welche zur Entwicklung zweier verschiedener Arten von Samenfäden führen[1]).

1) Eine Beschreibung dieser beiden Arten von Samenfäden werde ich an anderer Stelle geben.

Die beiden Reihen der Spermatocyten unterscheiden sich auch bei Schmetterlingen durch verschiedene Grösse; jedoch ist hier umgekehrt wie bei Paludina die grosszellige Reihe diejenige, deren Samenfäden sich nach dem gewöhnlichen Typus entwickeln.

Anders wie bei Paludina ist das Verhalten der Mitochondrien in den beiden Spermatocytenreihen der Lepidopteren ziemlich das gleiche. Ich kann mich daher im folgenden darauf beschränken, dieses Verhalten bei der grosszelligen Reihe zu beschreiben, welche mit der Bildung von Samenfäden von normalem Typus abschliesst.

Die Theilungserscheinungen der kleinzelligen Spermatocytenreihe und der Umwandlungsprocess der aus ihr hervorgehenden Spermien scheinen mir vielfach Aehnlichkeiten zu bieten mit den entsprechenden Vorgängen in derjenigen Zellgeneration des Paludinahodens, welche mit der Bildung der wurmförmigen Samenfäden abschliesst; sie sollen daher in einer späteren Arbeit zugleich mit diesen behandelt werden.

Die folgende Schilderung des Verhaltens der Mitochondrien bezieht sich auf Pygaera bucephala. Die Hoden wurden der Puppe entnommen und mit Flemming'schem Gemisch fixirt, die aufgeklebten Schnitte mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Dieselben Bilder, wie sie Taf. 27 zeigt, erhält man auch nach Fixirung mit Sublimat-Eisessig.

I. Verhalten der Mitochondrien in den Spermatocyten.

Die Spermatocyten kleiden bei Schmetterlingen in einer einfachen Lage die Innenwand von Cysten aus, welche je nach dem Entwicklungsstadium des Hodens in verschieden grosser Anzahl in den Hodenfächern enthalten sind.

In den ruhenden Spermatocyten erster Ordnung der grosszelligen Generation liegt der Kern an der der Cystenwand zugekehrten Basis der Zelle (Fig. 53). Die Mitochondrien erfüllen die ganze Zelle ziemlich gleichmässig; es sind kleine Bläschen, die aus einer mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Schale und einem hellen Inhalt bestehen. Der Körper, welcher in Fig. 53 rechts am Rand zu sehen ist, stellt einen Spindelrestkörper dar.

Unmittelbar unter der Zellwand liegen an der dem Centrum der Cyste zugekehrten Seite zwei V-förmige Centralkörper in verschiedener Entfernung von einander. Die Oeffnung des V ist der Zellwand zugekehrt. Von den Enden der beiden Schenkel des V, welche an die Zellwand anstossen, geht je ein feiner Faden aus, welcher in den Hohlraum der Cyste hineinragt.

Diese Verhältnisse, welche ich schon 1897 in einer kurzen Mittheilung beschrieben habe, hat bald darauf Henneguy (98) abweichend von mir folgendermaassen geschildert. Die Spermatocyten tragen an ihrem freien Rande vier Fäden, welche paarweise gruppirt sind; die beiden Paare sind bald einander genähert, bald ziemlich weit von einander entfernt. An der Basis eines jeden Fadenpaares hat Henneguy nicht wie ich ein V-förmiges Gebilde, sondern zwei rundliche oder leicht verlängerte, aber von einander unabhängige Körperchen gefunden.

Ich halte demgegenüber durchaus an meiner Beschreibung fest, welche mir übrigens auch Herr Professor Flemming nach Einsicht meiner Präparate bestätigt hat (Flemming 98 S. 440).

Schon in meiner ersten Mittheilung habe ich angegeben, dass weder eine besondere Umhüllung (Sphäre) um die Centralkörper noch eine Verbindung in Gestalt einer Centrodesmose zwischen ihnen wahrnehmbar ist [1]). Ebenfalls schon damals kon-

---

1) Henneguy bemerkt hierzu: Glücklicher als Meves habe ich in mehreren Fällen, wenn die beiden Fadenpaare einander genähert waren, ein kleines Bündel paralleler achromatischer Fäden aufgefunden, welches die beiden Centralkörpergruppen vereinigte und demgemäss eine primäre Centrodesmose bildete, die verschwand, wenn die beiden Gruppen sich von einander entfernten. Mag die Centrodesmose sichtbar oder mag sie verschwunden sein, man sieht auf Schnitten, welche von Hoden stammen, die in Hermann'schem Gemisch fixirt sind, fast immer eine Strahlung achromatiscer Fäden um jede Centralkörpergruppe.

Ich erwidere zunächst auf den letzten Punkt: Eine Strahlung ist bei ruhenden Zellen (Fig. 53) um die Centralkörper nicht wahrnehmbar; diese tritt erst mit dem Beginn der Mitose auf.

Einige Autoren bezeichnen eine solche Strahlung als Sphäre, Ich habe, als ich von einer Sphäre sprach, an eine kompakte, die Centralkörper umgebende Hülle gedacht, für welche ich in letzter Zeit die Bezeichnung Idiozom angewandt habe. Ein solches Idiozom ist, jedenfalls auf dem in Fig. 53 abgebildeten Stadium, nicht vorhanden.

Was Henneguy schliesslich als Centrodesmose bezeichnet, sind

statirte ich, dass die Fäden nicht nur im Ruhezustand der Zelle, sondern auch während der Mitose vorhanden sind und während der letzteren sogar besonders stark an Länge zunehmen.

Die Frage nach der Natur der Fäden habe ich 1897 noch offen lassen müssen; jedoch habe ich in erster Linie vermuthet, dass „die Fäden zu den Schwanzfäden der Spermatosomen in Beziehung stehen, von denen sie vielleicht vorzeitig (schon während der Reifungsperiode) zur Ausbildung kommende Theile darstellen".

Auch Henneguy hat über das weitere Schicksal der Geisselfäden und Centralkörper nichts sicheres feststellen können. Man findet sie, sagt er, noch in der Zahl vier in den Spermatocyten zweiter Generation; aber sie sind dann viel länger als in denen erster Generation und messen ungefähr 30 μ. In den Spermatiden sieht man nur noch einen einzigen Faden, aber im allgemeinen zwei sehr nahe zusammenliegende Centralkörper. Es könnte sein, dass dieser dem Aussehen nach einzige Faden in Wirklichkeit doppelt und aus der Aufrollung oder Verschmelzung der beiden Fäden hervorgegangen ist, welche die Tochterzelle bei der zweiten Spermatocytentheilung mit sich nimmt.

Mit diesen Angaben Henneguy's stehen die Resultate meiner neuerdings angestellten Untersuchung nicht im Einklang. Wie ich nunmehr konstatirt habe, brechen die Centralkörper bei der ersten Reifungstheilung, nachdem sie an die Spindelpole auseinander gerückt sind, etwa auf dem Stadium der Metakinese an der Knickungsstelle des V durch. Dadurch entstehen an jedem Spindelpol zwei Stäbchen, welche jedes mit einem Faden versehen sind. In Fig. 56 ist der Durchbruch bereits erfolgt; die beiden auf diese Weise entstandenen Stäbchen sind aber nur am rechten Spindelpol zu sehen[1]).

offenbar nur diejenigen Fasern der im Beginn der Mitose auftretenden Strahlungen, welche beiden Radiensystemen gemeinsam sind. Eine echte Centrodesmose in Gestalt einer die Centralkörper verbindenden homogenen Substanzbrücke (Flemming, M. Heidenhain) habe ich niemals wahrgenommen.

1) Ich bemerke, dass mein Freund A. N. Sewertzoff in Dorpat, welcher sich im Winter 1897/98 während seines Aufenthaltes im hiesigen Institut mit cellulären Studien beschäftigte, die von mir bei Schmetterlingen entdeckten hakenförmigen Centralkörper auch bei Blatta germanica in Spermatocyten erster Generation aufgefunden und

Diese Stäbchen treten nun nach Ablauf der ersten Theilung an die Pole der zweiten, welche sich an die erste unmittelbar anschliesst. Die Spermatocyten der zweiten Generation haben also nicht vier Fäden, wie Henneguy angiebt, sondern nur zwei. Jede Tochterzelle einer Spermatocyte zweiter Generation bekommt daher nur einen Faden. Dieser Faden ist der Axenfaden des Schwanzes der zukünftigen Spermie; er tritt schon in den Telophasen der letzten Reifungstheilung durch Vermittelung des Centralkörpers mit dem Kern in Verbindung (Fig. 64). — Die Fäden haben von ihrem Auftreten an während des Verlaufs der beiden Theilungen kontinuirlich an Länge zugenommen.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zu den Mitochondrien zurück, um ihr Verhalten während der Zelltheilung zu beschreiben.

Im Beginn der Theilung häufen die Mitochondrien sich vorzugsweise im basalen Theil der Zelle an, während der Kern gegen die dem Cysteninnern zugekehrte Zelloberfläche wandert. Sie nehmen an Zahl ab, werden aber gleichzeitig entsprechend grösser (Fig. 54).

Auf einem folgenden Stadium bildet sich die Spindel. Sie geht in ihrem äquatorialen Theil aus dem Kern, in den polaren Theilen aus der Zellsubstanz hervor. Meine Figuren geben über diesen Punkt keinen Aufschluss. Die Mitochondrien umgeben die Spindel mantelförmig, liegen aber besonders reichlich an der der Zellbasis zugekehrten Seite angehäuft (Fig. 55).

Während der Metakinese (Fig. 56) beginnen die Mitochondrien sich in Reihen zu ordnen und durch Fäden, welche aus der Schalensubstanz ausgesponnen werden, mit einander in Verbindung zu treten.

Auf diese Weise entstehen Ketten, welche, schwach nach aussen konvex zwischen den Tochterkernen ausgespannt, in ihrer Gesammtheit eine bauchige Tonne bilden. Entsprechend der Thatsache, dass die Mitochondrien besonders an der basalen Seite der Spindel angehäuft waren, finden sich hier auch die grössere Anzahl von Ketten (Fig. 57, ferner auch 58 u. 62); Fig. 56 macht in dieser Beziehung eine Ausnahme.

Später, wenn die beiden Tochterkerne sich weiter von ein-

schon damals (vor mir) konstatirt hat, dass die Haken in den Anaphasen an den Knickungsstellen durchbrechen.

ander entfernen, verlaufen die Ketten mehr gerade, etwa parallel der Spindelaxe. Gleichzeitig beobachtet man, dass die helle Innensubstanz der Mitochondrien sich an den Kettenenden ansammelt und hier vielfach zu grösseren Bläschen konfluirt. Die auf diese Weise stark aufgetriebenen Kettenenden stehen durch einen dünnen äquatorialen Strang in Verbindung, der ausschliesslich aus Schalensubstanz besteht. Man erkennt dieses Verhalten der Mitochondriensubstanz besonders gut an der Fig. 63a (Dyasterstadium der zweiten Reifungstheilung), welche bei Einstellung über der Spindel und auf den Mitochondrienmantel gezeichnet ist. Fig. 58, bei Einstellung auf die Spindelaxe gezeichnet, giebt in dieser Beziehung kein so deutliches Bild; hier haben ausserdem eine Anzahl Mitochondrien, welche auf den äquatorialen Seiten der Tochterkerne liegen, bei der Kettenbildung keine Verwendung gefunden.

Die aufgetriebenen Kettenenden verschmelzen an den Seiten, welche sie einander zukehren. In der Ansicht vom Pol sieht man daher (Fig. 63b) bei Einstellung auf die Kettenenden einen schwarz gefärbten Ring, dessen Substanz von hellen Bläschen durchsetzt wird. Das Lumen des Ringes wird von den Spindel- bezw. Verbindungsfasern eingenommen.

Wenn die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen noch grösser wird, schnürt sich der Mitochondrienmantel im Aequator sanduhrförmig ein, wobei sich die äquatorialen Stränge noch weiter verdünnen (Fig. 59a[1])). Diese Stränge werden schliesslich ebenso wie die Spindel- bezw. Verbindungsfasern im Zwischenkörperchen zusammengefasst (Fig. 64).

In Fig. 59b sieht man einen Mitochondrienmantel wie denjenigen einer Tochterzelle der Fig. 59a in der Ansicht vom Pol. In dieser Ansicht hat sein Aussehen gegenüber Fig. 63b stark gewechselt. Die schwarz gefärbte Substanz bildet nunmehr radiär zur Spindelaxe gestellte Septen, zwischen welchen die gegenüber dem Stadium der Fig. 63b noch stärker konfluirte helle Substanz eingeschlossen ist.

Schliesslich schwinden die Stränge, welche die beiden Hälften des Mitochondrienmantels mit dem Zwischenkörperchen

---

1) Die rechte Zelle der Fig. 59a ist bei Einstellung auf den von den Spindelfasern durchsetzten Kanal gezeichnet; die Spindelfasern selbst sind bei der angewandten Behandlung nicht zu erkennen.

verbinden, vollständig. Jede Hälfte rundet zich zu einem mühlsteinförmigen Gebilde ab und begiebt sich dann in den basalen Teil der Zelle, um zwischen Kern und Cystenwand seinen Platz zu nehmen.

In Fig. 60, einer Tochterzelle der ersten Reifungstheilung, welche schon im Begriff steht, sich von neuem zu teilen, sieht man einen solchen Mitochondrienkörper, welcher zwischen Kern und Cystenwand liegt, in der Seitenansicht. Aus diesem entstehen gleich darauf — auf welche Weise, vermag ich nicht anzugeben — wieder bläschenförmige Mitochondrien, welche während der zweiten Reifungstheilung dasselbe Verhalten wie während der ersten zeigen.

Die Zelltheilung bei Schmetterlingen ist wiederholt von Gilson (84), Platner (86. 3), Henking (91) und Toyama (94) untersucht, die Mitochondrien der Spermatocyten sind aber nur von den letzten beiden Autoren gesehen worden.

Henking (91) giebt anhangsweise von sich theilenden Spermatocyten von Pieris napi auf dem Stadium des Muttersterns in Fig. 125 a—c Polansichten, in Fig. 127 eine Seitenansicht, welche die Mitochondrien erkennen lassen; jedoch thut er derselben im Text keine Erwähnung.

Toyama (94) beschreibt in Hodenzellen von Bombyx mori, welche am Ende der Wachsthumsperiode stehen sollen, zwischen Kern und Cystenwand eine Anhäufung von Microsomen, von denen er sagt, dass sie allem Anschein nach den von v. la Valette St. George bei Forficula beschriebenen gleichen. Diese Anhäufung wandelt sich nach Toyama noch in der ruhenden Zelle in ein Faserbündel um, welches an eine achromatische Spindel erinnert.

Ich bemerke hierzu, dass ich bei Pieris zuweilen eine Kettenbildung der Mitochondrien bei noch ruhendem Kern beobachtet habe; ähnliches könnte auch bei Bombyx vorkommen.

Dagegen ist die weitere Darstellung von Toyama sicher irrthümlich. Das Faserbündel, welches zuerst parallel der Zellwand verläuft, soll später in eine etwas schiefe Lage gerathen und sich dann allmählich dem Kern nähern; wenn die „Attraktionssphären" an entgegengesetzten Seiten des Kerns zu liegen kommen, soll es sich mit ihnen zu einer Spindel verbinden, welche

aus zwei polaren, mit Hämatoxylin schwach färbbaren Theilen und einem äquatorialen, stark färbbaren Theil besteht.

Abgesehen von dem Verhalten der Mitochondrien dürfen noch folgende, z. Th. auch in meinen Figuren wahrzunehmende Besonderheiten nicht unerwähnt bleiben.

Eine Spermatocyte erster Ordnung zeigt schon im Ruhezustand häufig zahlreiche, eigenthümliche Fortsätze, welche sich in den Hohlraum der Cyste hineinerstrecken. Dieselben sind schon von Platner (86. 3) als „hyaline Excrescenzen" beschrieben worden. Sie erscheinen nach ihm „keulenförmig, etwas geschlängelt oder verzweigt, oft mit weit ausgezogenem, dünnem Stiel, sodass sie weit in das Lumen sich hineinerstrecken. Die Basis, mit der sie an der Zellmembran sich inseriren, „die übrigens scharf begrenzt unter ihnen weggeht", ist nach Platner „immer sehr schmal, sodass man den Eindruck gewinnt, als sei eine hyaline, etwas zähe Substanz durch feine Poren der Membran hindurchgepresst und habe draussen wieder Gestalt angenommen und sich verbreitert."

Meine Fig. 53 zeigt nur zwei solcher Excrescenzen (in der Nähe der Centralkörper), die der Zellwand ziemlich breit aufsitzen.

Im Beginn der Mitose treten häufig zwei Büschel stärkerer Fortsätze auf, welche fächerförmig von denjenigen Stellen ausgehen, an denen die Centralkörper zunächst noch unmittelbar unter der Zellperipherie liegen [1]); in jeden Fortsatz erstreckt sich ein von dem Centralkörper abgehender Polstrahl hinein. Eine Abbildung dieses Stadiums habe ich nicht gegeben; sie findet sich bei Platner (86); jedoch lässt seine Fig. 6 die Polstrahlen innerhalb der Auswüchse nicht erkennen.

Später rücken die Centralkörper, indem sie an die Pole der zukünftigen Spindel treten, mehr ins Innere der Zelle; von nun an finden sich stärkere Fortsätze über einen grössern Theil der Zellperipherie vertheilt und meistens in der Richtung der von den Centralkörpern abgehenden Polstrahlen liegend, welche sich in sie hineinerstrecken.

Die beschriebenen Fortsätze sind von verschiedenen Gesichts-

1) Nach Platner (86 S. 353) sind diese Fortsätze von den oben beschriebenen „hyalinen Excrescenzen" verschieden; was ich jedoch nicht für zutreffend halte.

punkten so interessant, dass sie eine viel eingehendere Behandlung verdienten, als ich ihnen hier habe zu theil werden lassen.

Ausser auf die Fortsätze möchte ich schliesslich noch darauf hingewiesen haben, dass die Verbindungsfasern, welche sich zwischen den auseinander weichenden Tochterkernen ausspannen, nicht alle gleich dick sind, dass vielmehr zwischen den Mitten der Tochterkerne in der Axe der Theilungsfigur zwei, drei oder vier besonders starke Fasern verlaufen (Fig. 57, 62).

II. Verhalten der Mitochondrien bei der Histogenese der Samenfäden.

Die Histogenese der Samenfäden habe ich bisher genau nur soweit untersucht, dass ich über das Schicksal des Mitochondrienkörpers Aufschluss geben kann.

Das Stadium der Fig. 66 schliesst sich ziemlich eng an dasjenige der Fig. 65 an. Der Kern hat sich in den basalen Theil der Zelle begeben; der zukünftige Schwanz- bezw. Axenfaden war schon auf einem frühern Stadium (Fig. 64) durch Vermittelung des Centralkörpers mit dem Kern in Verbindung getreten.

Aus den äquatorialen Enden der Spindelfasern ist ein Spindelrestkörper hervorgegangen, welcher zunächst noch mit dem der Schwesterzelle in Verbindung steht. An der Kernwand liegt ein anderer Körper von gleichem Aussehen, der nach seinem weiteren (hier nicht beschriebenen) Verhalten mit einem Idiozom zu identificiren ist; über seine Entstehung habe ich bisher nichts sicheres ermitteln können; nach Platner (89. 2) geht er aus den polaren Enden der Spindelfasern hervor.

Der Mitochondrienkörper liegt an der dem Cysteninnern zugekehrten Seite des Kerns unmittelbar an der Kernwand. Während er in Fig. 65 noch mühlsteinförmig war und in der Ansicht vom Pol die durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Substanz in radiär gestellten Septen angeordnet zeigte, stellt er nunmehr eine schwarz färbbare Kugel dar, welche von kleinen hellen Vacuolen durchsetzt und an der Peripherie mit grösseren ebensolchen bedeckt ist.

Es fragt sich, wie sich dieses Bild an das der Fig. 65 anschliesst. Ich möchte glauben, dass zunächst eine Vermischung der beiden Substanzen (der schwarz färbbaren Schalen- und der hellen Innensubstanz der Mitochondrien) stattgefunden hat. Darauf

tritt wieder eine Sonderung ein. Die helle Substanz wandert aus und häuft sich an der Peripherie des Körpers in Bläschen an.

In der Folge streckt sich die Spermatide mehr und mehr in die Länge. Die hauptsächlichsten Veränderungen, welche in der nächsten Zeit im Innern der Zelle vor sich gehen, betreffen den Mitochondrienkörper.

Der letztere besteht auf dem Stadium der Fig. 67 aus einer centralen, nur wenige Vacuolen einschliessenden schwarzen Kugel, welche von einer hellen, nach aussen durch eine deutliche Membran abgegrenzten Zone umgeben wird. Die helle Zone wird von radiären Balken durchsetzt, welche als Fortsätze der centralen Kugel erscheinen.

Auf einem folgenden Stadium (Fig. 68) sind die radiären Fortsätze geschwunden bis auf einen, welcher sich nach derjenigen Stelle der Umhüllungsmembran erstreckt, welche dem Kern anliegt. Dieser meistens von vornherein stärkere Fortsatz erscheint als eine vordere Spitze des schwarz färbbaren Innenkörpers, mit welcher er in der Nähe des Schwanzfadenursprunges am Kern befestigt ist. Der „Axenfaden“ verläuft über die Umhüllungsmembran weg nach hinten.

In Fig. 69 hat das ganze Gebilde sich spindelförmig in die Länge gestreckt. Der „Axenfaden“ des Schwanzes verläuft auch auf diesem Stadium nicht im Innern, sondern immer noch über die Oberfläche (Umhüllungsmembran) des Mitochondrienkörpers, und zwar bis zu dessen hinterer Spitze, welche in den Faden gleichsam ausgezogen zu sein scheint.

Auf einem noch späteren, nicht abgebildeten Stadium sind aus der Substanz des Mitochondrienkörpers, nachdem er er sich noch erheblich weiter verlängert hat, eine Anzahl Fäden hervorgegangen[1]), welche den Axenfaden rings umgeben und parallel mit ihm nach hinten verlaufen.

---

1) Eine ähnliche Beobachtung hat bisher wohl nur Henneguy, anscheinend bei Pyrrhocoris, gemacht (96, S. 379; vergl. hier unten S. 589).

Die Umbildung der Spermatiden in Samenfäden ist bei Schmetterlingen von Gilson (84), Platner (89. 2) und Toyama (94) verfolgt worden.

In der Arbeit von Gilson (84) wird der Mitochondrienkörper, den v. la Valette St. George schon 1867 auch bei Schmetterlingen gesehen hat, überhaupt nicht erwähnt.

Platner (89. 2) hat ihn zuerst genauer studirt. Nach diesem Autor gehen aus den polaren Enden der Spindelfasern eine Anzahl runder Körner hervor, welche später zu einem soliden Element verschmelzen; während der Rest der Spindelfasern sich in einen runden, undeutlich granulirten Körper umwandelt. Beide Gebilde sollen den Spindelfasern ihren Ursprung verdanken, und zwar das grosse dem äquatorialen, das kleine dem polaren Abschnitt derselben. Platner schlägt nun vor, mit der Begründung, dass der Name Nebenkern für einen in den Spermatocyten sich findenden Körper geeigneter erscheine, für die den Spindelfasern entstammenden Körper den Namen Mitosomen zu wählen, und zwar unterscheidet er ein kleines und ein grosses Mitosom. Von diesen ist das letztere mit meinem „Mitochondrienkörper" identisch.

Dieses Gebilde geht aber, wie wir gesehen haben, keineswegs aus den Spindelfasern selbst hervor. Auch darf der Name Nebenkern zu seiner Bezeichnung nicht deshalb aufgegeben werden, weil er für einen anderen Körper „geeigneter erscheint"; das „grosse Mitosom" Platner's entspricht vielmehr durchaus dem echten Nebenkern von v. la Valette St. George.

Platner beschreibt weiter mit Bezug auf das grosse Mitosom, dass sich an der Peripherie desselben ein oft breiterer, oft nur schmaler heller Saum ausbildet, welcher es scharf gegen die übrige Zellsubstanz abgrenzt. Etwa auf dem gleichen Stadium soll man die ersten Spuren des Axenfadens bemerken, welcher, von der Kernmembran ausgehend, die Mitte des grossen Mitosoms durchsetzt. Ich sehe dagegen den Axenfaden auf denjenigen Stadien, auf welche sich die Beschreibung Platner's bezieht, noch auf der Oberfläche des Mitochondrienkörpers verlaufen.

Später „geht das grosse Mitosoma eine Verlängerung ein, wobei es sich mehr und mehr an dem Axenfaden herunterzieht, ihn so mit einer Hülle umkleidend. Der helle Saum, welcher dasselbe anfangs umgab, wird dabei immer schmäler und entzieht

sich auf diese Weise völlig der Wahrnehmung. Eine entsprechende Verlängerung des Protoplasmas muss natürlich vorausgegangen sein“ [1]).

Toyama (94) leitet ebenso wie Platner den Nebenkern irrthümlich von den Verbindungsfasern ab; diese sollen sich allmählich zusammenziehen, dicker werden und schliesslich eine körnige Kugel bilden, die von einem „freien Plasma“ umgeben ist. Auf einem folgenden Stadium, wo der Nebenkern kompakter geworden ist und sich verlängert hat, sieht man nach Toyama „auf einem Querschnitt“ radiäre Fortsätze von dem Nebenkern zu der Wand der Schwanzpartie des Samenfadens sich erstrecken. Die Fortsätze verschwinden, wenn der Nebenkern sich weiter verlängert; schliesslich ist er nicht mehr als ein distinkter Körper zu sehen, sondern erscheint nur als eine dickere Masse mit einer feinen, fadenähnlichen Verlängerung.

C. Kritische Besprechung der Literatur.

I. Spermatogonien und Spermatocyten.

a) Die Mitochondrien der Spermatogonien und Spermatocyten.

In den ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten sind die Mitochondrien in der Regel in der Zellsubstanz vertheilt. Meistens sind sie nur sichtbar, wenn sie besonders gefärbt sind; daher sie in den Spermatogonien und Spermatocyten überhaupt nur selten, von v. la Valette St. George (86. 1 und 2, 87), Henking [2]) (91), Toyama (94) und Benda (99), vielleicht auch von Prenant (87) und P. und M. Bouin (99) beobachtet worden sind.

Auffallender Weise verhalten sie sich während der Zell-

1) Mit Bezug auf das „kleine Mitosom“, welches ich als Idiozom bezeichnet habe, macht Platner die irrthümliche Angabe, dass es dazu verwandt wird, den Anfangstheil des Schwanzfadens zwischen Kopf und grossem Mitosom zu umkleiden. Ebenso müssen Platner's Angaben über das „Centrosom“ als irrthümlich bezeichnet werden. Dieses soll nach Platner an die Spitze des Kopfes treten, während ich gezeigt habe, dass der Centralkörper hinter dem Kopf am Ausgangspunkt des Schwanzfadens zu liegen kommt.

2) Von Henking wurden sie bei Pyrrhocoris gesehen und als „Dotterkügelchen“ beschrieben.

theilung ausserordentlich verschieden. Entweder liegen sie im Zellleib verstreut, wie wir es bei der grossen Spermatocytengeneration von Paludina gesehen haben und wie es nach meinen Beobachtungen auch bei Säugethieren der Fall ist. Oder aber sie schliessen sich zu Ketten oder Strängen zusammen, welche in verschiedener Weise zur Spindel in Beziehung treten; so bei der kleinen Spermatocytengeneration von Paludina und bei Lepidopteren.

---

v. la Valette St. George ist der erste, der die Mitochondrien in Spermatocyten von Blatta, Phratora und Forficula beschrieben und festgestellt hat, dass sich der Nebenkern der Spermatiden aus ihnen entwickelt.

Die Zellsubstanz der Spermatocyten von Blatta (86. 1) enthält Microsomen, welche zum kleineren Theil aus einzelnen stark lichtbrechenden Körnchen bestehen, zum anderen Theil zu mehr oder minder langen Fädchen aneinander gereiht sind; sie färben sich intra vitam lebhaft mit Dahlia.

In einigen Spermatocyten umgeben sie wie eine Kugelschale den Kern und erscheinen demnach im optischen Durchschnitt als dunkler Körnchenhof oder Ring; in anderen häufen sie sich an der einen Hälfte der Kernperipherie zusammen.

Diese Ansammlung verdichtet sich darauf in der Mitte und sitzt dann wie eine Kappe dem Kern auf. Die Kappe bezeichnet v. la Valette St. George als den „Nebenkern" der Spermatocyte.

Zur Zeit der Mitose schwindet der Nebenkern; nach v. la Valette St. George „geht er offenbar in diese ein"; jedoch liess sich nicht feststellen, welche Rolle er bei derselben spielt. „Höchst wahrscheinlich betheiligen sich seine Elemente an der Bildung der Fäden, da sie unzweifelhaft wieder aus denselben hervorgehen."

Bei Phratora vitellinae, dem Weidenblattkäfer, macht sich der Nebenkern (86. 2) bei seinem ersten Auftreten in den Spermatocyten als eine dem Kern dicht aufliegende Verdichtung des Cytoplasma bemerkbar. Weiterhin nimmt er die Gestalt eines anscheinend homogenen Klümpchens an, welches sich mehr oder weniger vom Kern abhebt und höchst intensiv mit Dahlia färbt.

Auch bei Phratora lässt sich nach v. la Valette St. George wiederum leicht nachweisen, dass der Nebenkern eine Fadenstruktur besitzt. Ist er noch erst in geringer Ausdehnung vorhanden, so zeigt er kurze variköse Fädchen, welche in der Richtung der Kernperipherie neben einander liegen; später nimmt er die Gestalt eines aus einzelnen Fäden zusammengesetzten Bandes an, welches wie eine Spange einen Theil der Kernperipherie bedeckt. Wenn er die Form eines Klümpchens angenommen hat, erscheint seine Struktur gleichartiger.

Dies alles wird nach v. la Valette St. George verständlich, wenn man die Beziehung des Nebenkernes zur Mitose ins Auge fasst und daran festhält, dass er in die Mitose ein- und wieder aus derselben hervorgeht, sich wahrscheinlich an der Bildung der Spindelfäden betheiligt, jedenfalls, wie v. la Valette St. George mit Sicherheit glaubt annehmen zu können, nach der Bildung der Tochterkerne das Residuum jener Fäden darstellt.

In Spermatocyten von Forficula fand v. la Valette St. George (87) der Peripherie des Kerns körnige Fädchen aufsitzend. Diese verdichten sich später nach einem Pole hin zu einer sichelförmigen Figur. Darauf entsteht ein rundlicher Nebenkern, welcher aber sein körniges Wesen behält; bisweilen ist er auch homogener, stets sehr empfindlich für die Dahliafärbung. Mit der Bildung des dickeren Fädenknäuels wird er unsichtbar, um nach Ablauf der Mitose wieder aus dem Rest der achromatischen Fäden hervorzugehen, welche als körnige faserige Substanz neben jedem Tochterkern liegen geblieben ist.

Zu den eben referirten Beschreibungen von v. la Valette St. George erlaube ich mir folgende Bemerkungen. v. la Valette St. George spricht von einem Nebenkern der Spermatocyten. Zur Bildung eines einheitlichen Körpers aus den Mitochondrien dürfte es aber in diesen Zellen auch bei den von v. la Valette St. George untersuchten Objekten nicht kommen. Wahrscheinlich findet auch hier nur im Beginn der Mitose eine Zusammenhäufung von Körnern, welche sich zum Theil zu Fäden aneinanderreihen, in der Umgebung des Idiozoms statt, etwa so, wie wir es bei der grossen Spermatocytengeneration von Paludina gesehen haben [1]). Was v. la Valette St. George als Nebenkern der Spermatocyten bezeichnet, dürfte also gleich Idiozom + Mitochondrien sein.

Wie sich die Mitochondrien bei der Mitose verhalten, hat v. la Valette St. George nicht direkt festgestellt; jedoch giebt er an, dass sie nach Ablauf der Mitose aus den Spindelfasern hervorgehen. Diese nach meinen Beobachtungen unzutreffende Angabe ist wahrscheinlich dadurch veranlasst, dass die Mitochondrien bezw. die aus ihnen entstehenden Fäden auch bei

1) Andere Male liegen die Mitochondrien anscheinend schon während des Ruhezustandes um das Idiozom angehäuft. So beschreibt Benda (99) bei Sauropsiden (Fringilla, Columba, Lacerta), dass sie sich hier als ein massiges, fast halbkugeliges Polster darstellen, welches dem Kern dicht anliegt und das Idiozom so einschliesst, dass es nur an äusserst dünnen Schnitten darin erkennbar wird.

Blatta, Forficula und Phratora während der Mitose in irgend einer Weise in Beziehung zu den Spindelfasern treten.

Henking hat 1891 die Mitochondrien in Spermatocyten der Feuerwanze (Pyrrhocoris apterus) als „Dotterkügelchen" beschrieben und ihr Verhalten bei der Mitose verfolgt; ohne ihre Identität mit den von v. la Valette St. George beschriebenen Cytomicrosomen erkannt zu haben.

Nach Henking treten in den Samenzellen von Pyrrhocoris gegen Ende der Wachsthumsperiode Körperchen auf, welche schliesslich völlig das Aussehen von Dotterkügelchen gewinnen. Sie häufen sich ganz besonders in der Umgebung des Kerns an, eine periphere Plasmazone frei lassend.

Nachdem der Kern sich zur Spindel umgeformt hat, werden sie durch die von den Polkörperchen in das Plasma ausgehenden Strahlen in Reihen angeordnet. Nach der Durchschnürung liegen sie auf der äquatorialen Seite der Tochterkerne.

Die zweite Reifungstheilung schliesst sich an die erste an, ohne dass die Chromosomen in das Stadium eines ruhenden Kernes übergehen. Die Dotterkügelchen lagern sich im Beginn derselben in der Weise um, dass sie die Theilungsfigur wieder rund herum umgeben. Auch die reihenweise Anordnung der Kügelchen tritt bald wieder deutlich auf, nachdem sie in der Zwischenzeit weniger gut zu erkennen war.

Auf dem Stadium des Doppelsterns sieht man nach Henking, dass Fasern („peripherische Verbindungsfasern") von den Chromosomen seitwärts ziehen, um sich mit den Dottermassen in Verbindung zu setzen. Henking glaubt, dass es ein von diesen Fasern ausgehender Einfluss ist, welcher die Dottermassen sich bei der zweiten Theilung anders verhalten lässt als bei der ersten. Bei der ersten Theilung durchschneidet die Furche einfach den Leib der Zelle; bei der zweiten „geht das nicht so glatt vor sich. Man sieht, wie die Dotterreihen mit einem besonderen fädigen Plasma durch die Trennungsfurche beider Zellen noch länger mit einander in Verbindung stehen. Erst verhältnissmässig spät löst sich ihr Zusammenhang". Ausser durch die Dotterreihen hängen die beiden Tochterzellen noch durch das „centrale Bündel der Verbindungsfasern" zusammen, welches später das Mitosom aus sich hervorgehen lässt.

Die Dottersubstanz, welche bis zu diesem Stadium in Reihen angeordnet war, zieht sich schliesslich zu einem kompakten Körper zusammen. Dieser Körper ist der von v. la Valette St. George entdeckte Nebenkern. Derselbe entsteht hier also aus einem Theil der Verbindungsfasern, und die in der Samenzelle schon vorher vorhandene Dottersubstanz wird, vielleicht unter einer chemischen Veränderung, gewissermaassen als Füllmasse dabei verbraucht.

Gegen diese Beschreibung möchte ich einwenden, dass die

von Henking behauptete Betheiligung von Verbindungsfasern am Aufbau des Nebenkerns aus den beigegebenen Figuren sich nicht ersehen lässt; nach meinen Beobachtungen bei Paludina und Pygaera ist sie nicht anzunehmen. Henking hat, wie ich bereits oben gesagt habe, nicht erkannt, dass seine „Dotterkügelchen" mit den Cytomicrosomen von v. la Valette St. George identisch sind. Seine Behauptung, dass der Nebenkern aus einem Theil der Verbindungsfasern entsteht, ist wohl als eine Concession gegenüber der Darstellung von v. la Valette St. George zu Stande gekommen, nach welcher der Nebenkern aus Cytomicrosomen, diese aber aus den Verbindungsfasern hervorgehen.

Ueber Beobachtungen von Toyama (94) bei Bombyx mori habe ich bereits oben im Anschluss an meine eigenen Beobachtungen bei Pygaera berichtet.

Wilcox (96) fand in Spermatocyten einer Heuschrecke, Caloptenus, auf dem Stadium des Doppelsterns Verbindungsfasern, welche auf einem Theil ihrer Länge stark verdickt waren. In der Ansicht vom Pol sieht man diese „verdickten Fasern" (an der Peripherie der übrigen) in vier etwas ungleichen Gruppen angeordnet. Nach den beigegebenen Abbildungen zweifle ich nicht, dass Wilcox in diesen „verdickten Fasern", welche er übrigens nur bei den Hoden eines einzigen Individuums beobachtete, Chondromiten vor sich gehabt hat.

Benda (99) hat die von ihm als Mitochondrien bezeichneten Körner in den Spermatogonien und Spermatocyten vieler Wirbelthiere und verschiedener Wirbelloser nachgewiesen. Er empfiehlt für ihre Darstellung ein Verweilen von ca. 8 Tagen in dem starken Flemming'schen Osmiumgemisch und nachträgliche Reduktion in 25 %iger Ameisensäure. Zur Färbung kann die Eisenhämatoxylinmethode oder die Weigert'sche Markscheidenfärbung in Anwendung kommen. Die Hauptmethode Benda's aber besteht in der Combination von Eisenalizarin mit basischen Anilinfarben, besonders Krystallviolett oder Methylenblau; Genaueres darüber ist noch nicht mitgetheilt. Bei Anwendung dieser Methode erscheinen ausser den Körnern nur noch die Centralkörper und das Zwischenkörperchen gefärbt.

Bei den Säugern liegen die Mitochondrien durch den ganzen Zellleib vertheilt, mit nur geringer Ansammlung um das Idiozom-

Häufig bilden sie geschlängelte, streptokokkenähnliche Kettchen; bei der Maus vielfach kleine kugelige Häufchen. In den Spermatogonien liegen sie in einem lockeren Häufchen, bisweilen um das Idiozom deutlich radiär angeordnet.

Bei andern Wirbelthierklassen zeigt die Körnermasse in Spermatocyten und Spermatogonien eine viel erheblichere Entfaltung.

Bei Sauropsiden (Fringilla, Columba, Lacerta) stellen sie sich als ein massiges, fast halbkugeliges Polster dar, welches dem Kern anliegt und das Idiozom so einschliesst, dass es nur an äusserst dünnen Schnitten darin erkennbar wird.

Von Amphibien haben besonders Bombinator und Salamandra treffliche Bilder der Mitochondrien gegeben. Bei Bombinator zeigen die Spermatogonien einen dichten, ungefähr kugeligen Körnerklumpen, der sich, das Idiozom einschliessend, einer Kerndelle anschmiegt oder, wo eine solche nicht vorhanden ist, einen unregelmässigen scheiben- oder kegelförmigen Haufen bildet. Bei den Spermatocyten liegt eine dichtere Körnerkugel um das Idiozom; aus dieser entwickeln sich allseitig zierlich geschlängelte Körnerkettchen, die sich weit in den Zellleib ausbreiten; die Hauptanhäufung erhält dadurch oft das Aussehen des Medusenhauptes. Bei Salamandra, in deren Spermatocyten Benda die Körner überhaupt zuerst sah und auf der Anatomenversammlung 1896 demonstrirte, liegen sie in äusserst feinen geschlängelten Ketten durch den ganzen Zellleib, mit nur wenig erheblicher Ansammlung um das Idiozom. In den Spermatogonien bilden sie unregelmässige Haufen um das Idiozom.

Bei Selachiern konnte Benda bisher nur an einzelnen gelungenen Färbungen des Torpedohodens das Vorhandensein von Körnerkettchen in den Spermatocyten feststellen. Die Anordnung scheint der bei Urodelen zu gleichen; auch hier liegt eine mässige Ansammlung um das Idiozom.

Bei Mollusken (Helix hortensis, Helix pomatia, Planorbis) ist die Anordnung um das Idiozom deutlich ausgesprochen. Die Körnermenge ist eine sehr grosse. Die Körner bei Helix pomatia sind zu kurzen, leicht gekrümmten Stäbchen konfluirt, NB. wohl unterscheidbar von den „Archoplasmaschleifen“, die Hermann, Platner, Bolles Lee u. A. gesehen haben. In den Spermatocyten sind kleine Körnerkettchen durch den ganzen Zellleib vertheilt mit allmählicher Verdichtung gegen das Idiozom.

Von Arthropoden hat Benda die Spermatogonien in einem nicht funktionirenden Hoden des Flusskrebses untersucht. Sie enthalten eine ziemlich kleine Körnchenanhäufung um das Idiozom. In einem funktionirenden Hoden von Blaps sind die Körnerhaufen in den Spermatogonien ohne besondere Eigenthümlichkeiten als kleine Kettchen erkennbar. Auffällig ist dagegen das Bild in den Spermatocyten (und Spermatiden). Hier umfasst ein dichtes, längliches Bündel von nahezu parallelen, ziemlich derben Fasern in einem Halbbogen

den Kern, zwischen Kern und Idiozom gelegen. Die Fasern färben sich fast homogen in der Körnchenfarbe, lassen aber nur durch geringe Varicosität eine Zusammensetzung aus Körnchen vermuthen. Da sonst keine Körnchen im Zellleib zu finden sind, müssen sie als Repräsentanten der Mitochondria angesehen werden.

Das Verhalten der Körner während der Zelltheilung wurde besonders bei Salamandra studirt. Aus diesem Kapitel hebt Benda vorläufig nur einige Punkte hervor. Die Körner bleiben stets während der Theilungen erhalten. Sie werden bei der Bildung der Centralspindel vom Idiozom aus ungefähr radiär besonders nach der dem Kern abgewandten Seite abgedrängt und bleiben von den Centralkörpern stets durch Idiozomsubstauz getrennt. Nie finden sich Mitochondrien innerhalb der Fasern der Centralspindel oder innerhalb der zu den Chromosomen strahlenden Fasern. Dagegen besteht die Hauptmasse der Polstrahlungen aus Körnerfäden, die bis an die Zellmembran verlaufen. Von der Metakinese umgeben sie auch reichlicher die Seiten der Theilungsfigur.

Letzteres ist namentlich bei Blaps in sehr merkwürdiger Weise ausgesprochen. Die dort beschriebenen stäbchenförmigen Körnerbildungen umgeben in einer zweiten äusseren Spindel- oder Tonnenfigur die eigentliche Mitose so dicht, dass sie auf den ersten Blick innerhalb derselben zu liegen scheinen. Ihr Verhalten in den Telophasen (Teleophasen, Benda) hat Benda noch nicht sicher erkennen können; es scheint, dass die Körnerketten durch die vorwachsende Membran der Tochterzellen getheilt werden.

Zum Schluss führe ich noch einen Fall an, bei dem mir zweifelhaft ist, ob es sich um Mitochondrien handelt.

Prenant hat 1888 in Spermatogonien von Scolopendra Fadengebilde beobachtet, als Reste der achromatischen Spindel aufgefasst und mit den Cytomicrosomen von v. la Valette St. George verglichen.

Anscheinend dieselben Bildungen sind kürzlich (1899) von P. und M. Bouin bei Lithobius folgendermaassen beschrieben worden.

In den kleinen Spermatogonien von Lithobius bemerkt man nach Fixirung in Flemming'scher Flüssigkeit und Färbung mit Eisenhämatoxylin sehr zarte, tief schwarz tingirte Fäden, welche sich als Verdickungen der Balken der Zellsubstanz repräsentiren; sie sind grösstentheils koncentrisch zum Kern angeordnet.

In etwas grössern Spermatogonien, die in der Entwicklung etwas weiter vorgerückt sind, haben sie an Zahl und Grösse zugenommen; sie erscheinen nunmehr als unregelmässige kurze Stäbchen, welche ihre koncentrische Anordnung aufgegeben und sich in der ganzen Zellsubstanz vertheilt haben. — Eine grosse Anzahl der Fäden hat einen Zerfall in Körner erlitten. Die Körner, welche zuerst dicht

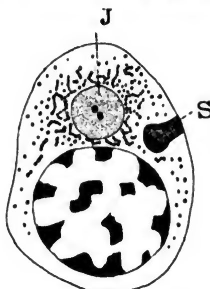
zusammengedrängt liegen, entfernen sich später von einander und bilden, eingebettet in eine durch Eisenhämatoxylin grau färbbare Substanz, einen unregelmässigen länglichen oder rundlichen Fleck. Die einzelnen Körner entsprechen nach P. und M. Bouin denjenigen, welche Benda als Mitochondrien beschrieben hat. — Noch andere Fäden sind, wahrscheinlich nach vorherigem körnigen Zerfall, durch eine Art gallertiger Umwandlung ihrer Substanz zu sog. paranucleären Körpern geworden.

In den grossen Spermatogonien sind die Fadenbildungen vollständig verschwunden; dagegen sind die paranucleären Körper besonders zahlreich. Im Beginn der Mitose gehen auch diese unter.

Besonders der Umstand, dass die von P. und M. Bouin beschriebenen Fadenbildungen vor Beginn der Mitose verschwinden, macht es mir zweifelhaft, ob sie mit den Mitochondrien bezw. Chondromiten identificirt werden dürfen.

b) Irrthümlich als Nebenkerne beschriebene Einschlüsse der Spermatogonien und Spermatocyten.

Die Mitochondrien sind in den Spermatogonien und Spermatocyten meistens, wie gesagt, in der Zellsubstanz verstreut. Jedenfalls treten sie zu einem einheitlichen Gebilde („Nebenkern"), wenn überhaupt, erst in den Spermatiden zusammen. Diese Thatsache konnte den früheren Untersuchern um so weniger geläufig sein, als v. la Valette St. George irrthümlich angegeben hatte, dass sich auch in den Spermatocyten ein kompakter Nebenkern bildet. Man darf es daher den früheren Untersuchern nicht allzusehr verübeln, zumal sie von den Mitochondrien bei den von ihnen angewandten Färbemethoden nichts sehen konnten, dass sie das Idiozom oder den Spindelrestkörper ihrer Präparate oder auch gelegentlich beide Gebilde für Homologa des Nebenkerns nahmen (siehe Textfigur 1).



Textfig. 1.
Spermatogonie, schematisch.
J = Idiozom, S = Spindelrestkörper.

Mit dem Namen Idiozom habe ich die kompakte Hülle bezeichnet, von welcher die Centralkörper in den ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten vieler Thiere umgeben sind. Dieser Körper

ist früher öfter irrthümlich als Nebenkern bezeichnet. Später wurde er im Anschluss an Platner und Hermann vielfach als Archoplasma oder Attraktionssphäre beschrieben. In neuerer Zeit ist von v. Kostanecki und v. Siedlecki, v. Erlanger und mir selbst gezeigt worden, dass auch diese Homologisirung unzutreffend ist. Ich habe darauf den Namen Idiozom in Vorschlag gebracht.

Als ein solches Idiozom ist ein in den Spermatogonien und Spermatocyten von Mollusken (Helix, Arion, Limax, Paludina) vorkommendes Gebilde aufzufassen, welches Platner unter dem Namen Nebenkern in einer Reihe von Arbeiten (85, 86. 1 und 2, 89. 1) beschrieben hat, nicht ohne dass er dabei in eine Anzahl von Irrthümern verfallen wäre. Dasselbe Gebilde ist später von Prenant (88. 1), K. W. Zimmermann (91), Hermann (91), Bolles Lee (96, 98) und Murray (98) bei Mollusken studirt worden. Murray, welcher es zuerst als Idiozom angesprochen hat, beschreibt es als einen lappigen Körper, welcher von einer verdichteten und stark färbbaren Membran umhüllt ist, deren Dicke von Ort zu Ort wechselt. Die von Platner beschriebenen sog. Stäbe des Nebenkerns sind nach ihm nicht unabhängige Elemente, sondern optische Querschnitte der stark eingefalteten Umhüllungsmembran. Erst Benda (98. 2) war es vorbehalten, das wahre Aequivalent des von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkerns der Spermatiden in Gestalt der Mitochondrien in den Spermatocyten von Helix und Arion aufzufinden.

Ausser bei Mollusken ist ein in den Spermatogonien und Spermatocyten vorkommendes Idiozom früher irrthümlich mit einem Nebenkern identificirt worden: bei Amphibien von Hermann (89), Leclerq (90), Moore (93) und mir selbst (94); bei Säugethieren von Renson (82), Platner (86. 3), H. B. Brown (85) und Hermann (89).

Ebenfalls der Spindelrestkörper der Spermatogonien und Spermatocyten hat Anlass zur Verwechselung mit einem Nebenkern gegeben. Ein Spindelrestkörper entsteht bekanntlich dadurch, dass die Spindel- bezw. Verbindungsfasern, welche bei der Theilung des Zellleibs in einem Flemming'schen Zwischenkörperchen zusammengefasst werden, sich homogenisiren und zu

soliden Körpern umbilden. Während anfangs ein Spindelrestkörper zwei Tochterzellen mit einander vereinigt, zerfällt er später vielfach in zwei getrennte Hälften, von welchen je eine in der zugehörigen Zelle persistirt und sich zu einem rundlichen Körper umbildet.

Platner (86. 1) hat in den Spermatocyten von Helix, wahrscheinlich als erster, die Bekanntschaft eines Spindelrestkörpers gemacht und hat ihn (ebenso wie das Idiozom) für einen Nebenkern erklärt.

Später haben noch Calkins (95) bei Lumbricus, v. Erlanger (96, 97. 1) bei Blatta einen Spindelrestkörper der Spermatocyten als Nebenkern angesprochen.

Schliesslich sind in einem Fall auch die Hofbildungen, wie sie während der Theilung konstant bei Eizellen, zuweilen aber auch bei Gewebszellen in der Umgebung der Centralkörper vorkommen, als Nebenkerne bezeichnet worden. Platner (86. 3) wollte bei Lepidopteren „das Centrosoma sammt seiner Umgebung, soweit sie sich an der Spindelbildung betheiligt“, mit diesem Namen belegen.

II. Spermatiden.

a) Die Mitochondrien, der Mitochondrienkörper oder echte Nebenkern der Spermatiden.

In den Spermatiden vieler Wirbelloser, wie z. B. in denjenigen der Schmetterlinge verschmelzen die Mitochondrien nach Ablauf der zweiten Reifungstheilung zu einem einheitlichen Körper; dieser, der „Mitochondrienkörper“, ist der von v. la Valette St. George entdeckte Nebenkern. Derselbe kommt bei der Bildung der Spermie hinter dem Kopf zu liegen und wird zur Umhüllung des intracellularen Theils des Schwanzes bezw. des aus den Centralkörpern hervorgehenden Mittelstücks verwendet; diese Art der Verwendung geht aus den älteren Beschreibungen, die ich unten aufführe, allerdings nicht immer klar hervor.

In denjenigen Spermatiden von Paludina, welche die haarförmigen Samenfäden liefern, ist dieser Nebenkern von Anfang an viertheilig. Bei vielen Wirbellosen scheint aber zuerst ein einheitlicher Körper vorzuliegen, welcher sich erst im weiteren Verlauf

der Umwandlung in zwei oder vier Stücke theilt (Metschnikoff, Bütschli, v. la Valette St. George).

Andere Male sammeln sich die Mitochondrien der Spermatide an einer Stelle zu einem Haufen, ohne jedoch mit einander zu verschmelzen; so z. B. in denjenigen Spermatiden von Paludina, welche sich in die wurmförmigen Samenfäden umwandeln; auch bei Alcyonella spricht Korotneff (88) nur von einer Microsomenanhäufung.

In noch anderen Fällen, bei Wirbellosen und besonders bei Wirbelthieren, findet auch eine derartige Ansammlung nicht statt. Die Mitochondrien bleiben zunächst in der Zelle vertheilt und werden später einzeln zur Umhüllung des Schwanzfadens verwendet. Solche Einzelkörner sind zuerst bei der Maus von A. v. Brunn (84), neuerdings bei Wirbelthieren fast aller Klassen und bei Wirbellosen (Helix, Planorbis) von Benda (97, 98. 1 und 2) gesehen worden. Bei Säugethieren bilden sie nach A. v. Brunn und Benda den Spiralfaden des sog. Mittelstücks. Es ergiebt sich daraus, dass der Spiralfaden der Säugethiere der von dem Nebenkern gebildeten Schwanzumhüllung bei Wirbellosen homolog ist; eine Thatsache, auf welche bisher noch von niemandem hingewiesen wurde[1]).

Ein echter „Nebenkern" bezw. sein Aequivalent in Form der Mitochondrien ist bisher bei zahlreichen Insekten, bei Halistemma (Siphonophoren), bei Alcyonella (Bryozoen), bei Mollusken (Paludina und Pulmonaten), bei Amphibien und Säugethieren beschrieben worden.

Insekten. Ueber den echten Nebenkern in den Spermatiden von Insekten liegen Beobachtungen von v. la Valette St. George (67, 86. 1 und 2, 87), Metschnikoff (68), Balbiani (69), Bütschli (71. 1 und 2), Platner (89. 2), Henking (91), Henneguy (96) und Wilcox (96) vor.

v. la Valette St. George beschrieb zuerst im Jahre 1867 in Spermatiden des Mehlkäfers, des Ohrwurms, der blauen

1) Aehnliche Spiralfadenbildungen, welche aus den Mitochondrien entstehen, kommen übrigens nach Benda (98. 2) auch bei Planorbis (Pulmonaten), möglicherweise auch bei den wurmförmigen Spermien von Paludina und, wie ich nach Korotneff's Abbildungen glauben möchte, auch bei Alcyonella vor.

Schnarrschrecke, der Hausgrille und einiger Schmetterlinge [1]) neben dem Kern einen mehr oder weniger glänzenden Körper, mit welchem der Schwanzfaden in Verbindung stand.

Dieser Befund wurde von Balbiani (1869) bei Aphiden bestätigt.

Die Spermatiden von Aphiden lassen nach ihm zwischen Kern und Membran ein durchsichtiges helles Bläschen erkennen und zwar am deutlichsten dann, wenn der Schwanzfaden auftritt. Letzteren kann man ins Innere der Zelle verfolgen und sehen, wie er an dem durchsichtigen Bläschen endigt.

Die eigenthümlichen Umwandlungen, welche der Nebenkern in den Spermatiden erleidet, wurden zuerst von Metschnikoff (schon 68) und besonders von Bütschli (71. 1 und 2) beschrieben.

Metschnikoff (68, russisch, referirt nach v. la Valette St. George 74, S. 496) fand beim Skorpion zwischen dem Kern und dem Schwanzfaden, welcher sich aus der Zellsubstanz auszieht, einen Gürtel von Stäbchen, welche sich aus Körnchen der Zellsubstanz bilden. Derselbe verschmilzt bei der Verlängerung von Kopf und Faden mit dem ersteren.

Bei der Fliege sah Metschnikoff einen Protoplasmakörper neben dem Kern. Derselbe theilt sich; die beiden Hälften bleiben eng an einander geschlossen und wachsen dann in ein länglich zahnförmiges Gebilde aus, während die Grenze zwischen beiden Hälften noch bestehen bleibt und erst später schwindet.

Bütschli (71. 1 und 2) beobachtete in den Spermatiden von Coleopteren und Orthopteren einen zunächst meist rundlichen Nebenkern. Zugleich mit der Entstehung des Schwanzfadens streckt sich derselbe etwas in die Länge, „nimmt eine mehr ovale oder spindelförmige Gestalt an, theilt sich alsdann und es liegen hierauf zwei derartige Körperchen von länglicher Gestalt neben einander. Diese strecken sich mehr und mehr, legen sich ziemlich dicht neben einander und reichen schliesslich mit ihren nach dem Kern gerichteten Enden bis an diesen heran."

„Mit ihren entgegengesetzten Enden reichen die beiden nun wie zwei dunkle Linien neben einander verlaufenden Körperchen bis in den oberen Theil des Schwanzfädchens hinein, und ihr Ende ist hier nicht mehr deutlich aufzufinden".

„Es scheint", sagt Bütschli, „dass das dunkle Körperchen in einer ganz bestimmten Beziehung zur Bildung des Schwanzfadens der Spermatozoen steht, diese Beziehung jedoch aufzuklären, ist mir nicht möglich gewesen."

1) Ausserdem bei der Hain- und der Weinbergschnecke und beim Meerschweinchen; jedoch handelt es sich in diesen Fällen um andere Einschlüsse der Spermatide.

In gleicher Weise wie von Bütschli wird das Verhalten des Nebenkerns von v. la Valette St. George (86. 1 u. 2, 87) bei Blatta, Phratora und Forficula beschrieben.

Der Nebenkern in den Spermatiden von Blatta schnürt sich nach v. la Valette St. George (86. 1) in der Mitte ein und zerfällt darauf in zwei Hälften, welche sich zu zwei ziemlich dicken Fäden ausziehen, diese Fäden legen sich mit ihren vorderen Enden an den Kern der Spermatide an.

In den jüngsten Spermatiden des Weidenblattkäfers (Phratora vitellinae) ist der Nebenkern, ebenfalls nach v. la Valette St. George (86. 2), rund, glänzend und homogen und erweist sich bei Untersuchung in Gentianaserum als äusserst chromatophil. Sehr bald wird er wie die ganze Zelle länglich und lässt einen feinen, mehr oder weniger varicösen Faden aus der Zelle hervorsprossen. Darauf nimmt er die Form eines Weidenblattes an mit verdickten Aussenrändern und einer Längsfurche in der Mitte. Die Spitze des in dieser Weise umgestalteten Körpers verbindet sich mit dem Kern.

In den Spermatiden von Forficula (v. la Valette St. George 87) erscheint der Nebenkern als ein runder oder ovaler Körper. Meistens sieht er homogen aus; zuweilen aber erscheint er in Gestalt eines Netzwerks oder zeigt sich aus feinen Fadenschlingen zusammengesetzt, welche in einzelnen Fällen zu einem vollständigen Knäuel zusammengeballt sind. Wenn die Spermatide beginnt sich in den Samenfaden umzuwandeln, theilt sich der Nebenkern in zwei gleich grosse kugelige Hälften, welche weiterhin eine birnförmige Gestalt annehmen und sich an dem Zellpol, welcher dem Kern gegenüber liegt, zu einem Faden ausziehen. Indem sie sich immer mehr verlängern, gehen die beiden Theilprodukte des Nebenkerns schliesslich ganz in den vorderen Theil des Schwanzfadens über.

Die Angaben, welche Platner (89) und Toyama (94) über den Nebenkern bei Schmetterlingen beigebracht haben, habe ich bereits oben im Anschluss an meine eigenen Beobachtungen referirt.

Das Verhalten des Nebenkerns in den Spermatiden von Pyrrhocoris apterus ist von Henking (91) genau studirt worden.

Nach Henking besteht der Nebenkern anfangs aus einem Haufen länglicher Körnchen, welche eine dunkle Peripherie und ein helles Innere haben. Je nach der Conservirung und Färbung sind die Körnchen mehr oder weniger deutlich zu sehen, „am besten bei Anwendung von Flemming's starkem Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch und Färbung mit Hämatoxylin nach Apathy. Anfangs stehen die Körner radiär zum Kern, dann aber knäueln sie sich auf, bilden anfangs einen Körper von unregelmässiger Oberfläche, dann aber wird die Oberfläche mehr gleichmässig."

Die Zusammensetzung des Nebenkerns aus differenten Körperchen lässt sich noch längere Zeit erkennen. „Weiterhin ändert sich sein Aussehen. Schichtenweise scheinen die Körnchen zu verschmelzen und durch mehrfache Uebergänge erhält man das Verhalten, welches von v. la Valette mit einem Garnknäuel verglichen wurde. Bereits auf diesem Stadium ist ganz gut zu sehen, dass eine Scheidewand den Nebenkern in zwei Stücke theilt."

Sind die Körnchen des Nebenkerns zuerst gewissermaassen der Länge nach mit einander verschmolzen, auf diese Weise concentrische Ringe oder Schalenstücke erzeugend, so beginnen nun auch diese einzelnen Abtheilungen successive zu verschmelzen. Der Process rückt von aussen nach innen vor, successive verschwinden in dieser Richtung die Scheidewände, am längsten kann sich in der Mitte ein dunkles Pünktchen halten. Dann verschwindet auch dieses, und der Nebenkern ist jetzt ziemlich homogen feinkörnig. Gleichzeitig setzen sich die beiden Hälften immer schärfer gegeneinander ab. Von der Seite gesehen, ist die Gestalt oval.

Der Nebenkern streckt sich nun immer mehr, stösst mit dem einen Ende an den Kern an, reicht mit dem andern fast bis an das Ende des Spermatosoms. Man sieht, dass er bei dieser Verlängerung erheblich an Volumen zunimmt, bis zu einem Maximum. Späterhin wächst er dann einfach in die Länge, dabei immer dünner werdend. So nimmt er Theil an der Bildung des Schwanzfadens.

Henneguy (96) macht über den Nebenkern in Spermatiden von Pyrrhocoris (und Lepidopteren?) folgende Angaben:

In Spermatiden, deren Kern beginnt sich zum Spermienkopf zu verdichten, stellt der Nebenkern einen stark lichtbrechenden voluminösen Körper von fädigem Aussehen dar. Auf einem weiter vorgerückten Stadium, wenn der Axenfaden der Spermie erscheint, verlängert er sich und theilt sich darauf der Länge nach in zwei Hälften, welche sich zu den Seiten des Axenfadens placiren. Dieser letztere erscheint bei Pyrrhocoris spiralig auf sich selbst eingerollt, in derjenigen Ebene, welche die beiden Hälften des Nebenkerns von einander trennt. Diese Hälften verlängern sich zur selben Zeit wie der Axenfaden und werden zu den von Ballowitz beschriebenen Schwanzfibrillen.

Von Wilcox (96) ist ein Nebenkern in den Spermatiden einer Heuschrecke, Caloptenus, beschrieben worden.

Derselbe stellt in den jüngsten Spermatiden einen länglichen, ganz augenscheinlich aus Fasern zusammengesetzten Körper dar; weiterhin rundet er sich zu einer Kugel, die darauf am hintern Kernpol (hinter dem diesem angelagerten Centralkörper) ihre Lage nimmt. Schliesslich verlängert er sich und bildet nach Wilcox den axialen Theil des Spermienschwanzes.

Letztere Angabe ist jedenfalls nicht völlig zutreffend. Ferner geht der Nebenkern nicht, wie Wilcox meint, aus den eigent-

lichen Verbindungsfasern hervor, sondern wahrscheinlich aus den „verdickten Fasern“ (vergl. oben S. 580), welche sich wohl bei genauerer Untersuchung als Chondromiten erweisen werden.

Siphonophoren. Die folgende Beobachtung von Pictet (91) bei Halistemma (Siphonophoren) wird von dem Autor selbst nicht auf einen Nebenkern bezogen; jedoch glaube ich sie in dieser Weise deuten zu dürfen.

Pictet beschreibt in Spermatiden von Halistemma zwischen dem Kern und dem Ursprung des Axenfadens aus der Zellsubstanz zwei glänzende Kügelchen, welche bei der Ausbildung des Schwanzes verschwinden, wahrscheinlich, indem sie mit einem andern in der Spermatide vorkommenden Gebilde verschmelzen, welches Pictet als Nebenkern bezeichnet.

Ich möchte glauben, dass allein die beiden erwähnten Kügelchen, nicht aber das von Pictet so bezeichnete Gebilde, einen Nebenkern repräsentiren und dass sie zur Umhüllung des Schwanzfadens Verwendung finden.

Mollusken. Bei Mollusken hat zuerst M. v. Brunn (1884) einen echten Nebenkern gesehen und zwar bei Paludina in denjenigen Spermatiden, welche sich in haarförmige Spermien umwandeln. Hierüber und über die Beobachtungen von Platner (89. 1) und von Auerbach (96) am gleichen Objekt bitte ich oben S. 563 zu vergleichen.

Alle übrigen sehr zahlreichen Angaben, welche bisher über den Nebenkern in Spermatiden von Mollusken, besonders Pulmonaten, gemacht sind, betreffen nicht einen solchen, sondern Einschlüsse anderer Art. Bei Helix, Arion und Planorbis kommt es, wie aus den Beobachtungen von Benda (98. 2) hervorgeht, überhaupt nicht zur Bildung eines Nebenkerns; die Mitochondrien werden vielmehr einzeln zur Umhüllung des aus dem vordern Centralkörper hervorgehenden Mittelstücks verwandt.

Nach Benda enthalten die Spermatiden von Pulmonaten (Helix, Arion und Planorbis) eine kolossale Menge von Mitochondrien. Aus diesen entsteht in der ganzen Länge des centrosomalen Mittelstücks bei einigen Species (Helix) ein dichter Mantel, der anfänglich eine Art Streifung, aber nie eine Spirale erkennen lässt. Bei andern (Planorbis) entsteht ein feiner, sehr locker gewundener Spiralfaden, der sich mit dem spiralig gewundenen centrosomalen Mittelstück durchflicht.

Bryozoen. Korotneff (88) giebt eine interessante Beschreibung von dem Verhalten der Mitochondrien in den Spermatiden einer Süsswasserbryozoe, Alcyonella fungosa.

Bei Alcyonella umschliessen in den jüngsten Spermatiden Microsomen den Kern in Form einer Halbkugelschale, deren Oberfläche höckerig und rauh erscheint und dabei stark lichtbrechend ist. Auf einem folgenden Stadium sah Korotneff, „dass vom Microsomenhaufen ein Plasmafaden ausging, welcher das ihn umgebende Zellplasma durchdrang und in dieser Weise die Anlage des Schwanzes oder, richtiger gesagt, den centralen Faden des Schwanzes bildete". Darauf zieht sich die Microsomenanhäufung etwas zusammen, bläht sich dabei auf und sieht bald einer Haube ähnlich. Im Centrum dieser Haube kann man den Schwanzfaden bis an den Kern verfolgen. Die Haube zieht sich weiterhin schlauchartig aus und erhält dabei eine membranartige Umhüllung. „Des Wachsthums wegen wird der Schlauch immer schlanker, biegt sich um und bekommt an seiner Oberfläche eine feine Streifung oder sogar Runzelung; im Innern des Schlauches bleibt immer der plasmatische Faden, die Schwanzfibrille, vorhanden."

Wirbelthiere. A. v. Brunn (84) hat zuerst festgestellt, dass die Spiralfaser des „Mittelstücks" der Mäusespermien sich in den letzten Stadien der Reifung aus Körnern bildet; diese Körner hält er für identisch mit gewöhnlichen Protoplasmagranulationen.

„Die Granula des Protoplasmas", sagt er, „welche bisher von sehr verschiedener Grösse waren, bekommen regelmässige Grösse; sie rücken dann dem Axenfaden näher, legen sich an ihn an und drücken sich zugleich eines dicht an das andere." Darauf verschmelzen sie miteinander „und zwar zunächst der Quere, nicht der Länge nach: dadurch bekommt das Verbindungsstück ein sehr zierliches quergestreiftes Ausehen."

„Die um den Axenfaden gruppirten Körner sowohl wie auch die Ringe zeigen noch die Reactionen von Protoplasmagranulationen bei Essigsäurebehandlung, d. h. sie werden erst blasser, dann undeutlich, verschwinden schliesslich ganz, während der Axenfaden noch deutlich erkennbar bleibt."

Hermann (97) beschreibt in Spermatiden von Salamandra eine „Anhäufung stärker granulirten, sich intensiv tingirenden Protoplasmas", in welchem die Centralabkömmlinge und das Idiozom eingebettet liegen; er bezeichnet diese Anhäufung als „Archoplasma". Ich möchte glauben, dass es sich hier um eine Mitochondrienansammlung handelt.

Benda hat (97. 1 und 98) die Körner, aus denen der Spiralfaden der Säugethierspermien sich bildet, bei Maus und Phalangista genau untersucht und gegenüber A. v. Brunn konstatirt, dass es sich um besonders färbbare Körner oder richtiger Körnerfäden des Spermatidenleibes handelt.

In den jüngsten Spermatiden sind die Körner unregelmässig im Zellleib vertheilt, etwas dichter um den Kern, häufig in streptokokkenähnlichen Ketten. Während der Umbildung der Spermatiden drängen sie sich in den dem Lumen zugewandten Kolben des Zellleibes und nehmen hier an Menge zu. Bei der Reifung des Kopfes sammeln sie sich in der Umgebung der Schwanzblase und liegen hier äussert dicht, viel reichlicher als auf v. Brunn's Abbildung. Dagegen entspricht ihre allmähliche Anordnung zur Spirale durchaus v. Brunn's Beschreibung.

Man sieht zuerst zwischen den Körnerhaufen einzelne Querbänder, die durch Verschmelzung von Körnern entstehen. Hand in Hand mit dem Fortschritt der Spermienreifung und ihrer Loslösung werden diese Querbänder reichlicher und regelmässiger, während die isolirten Körner verschwinden, also wohl in die Querbänder aufgehen. Schliesslich verbinden sich die Querbänder zu Spiraltouren.

In einer folgenden Arbeit (98. 2) beschreibt Benda das Verhalten der Mitochondrien bei der Histogenese der Samenfäden einer grösseren Reihe von Wirbelthieren (Säugethiere, Sauropsiden, Amphibien).

Von Säugethieren hat er das Meerschweinchen, den Eber und Menschen hinzugenommen. „Ueberall resultirt hier aus dem Chondriomitom eine dicht gewundene Spirale, die sich ausserhalb um die als Schwanzkappe bezeichnete Röhre legt.“ Die Spiralenbildung ist an Länge von der Grösse des übrig bleibenden Zellleibs der Spermatide, an Breite von der Weite der Schwanzblase abhängig.

Gegen diese Angabe Benda's, dass der Spiralfaden bei Säugethieren sich aussen um die Schwanzkappe herumlegt, kann ich nicht umhin Einspruch zu erheben. Auf Grund meiner Beobachtungen beim Meerschweinchen behaupte ich, dass die Körner, wenn sie endgültig zur Bildung der Spirale zusammentreten, sich dem intracellularen Theil des Schwanzfadens direkt auflagern, nachdem die Schwanzkappe oder Schwanzmanschette schon vorher zu Grunde gegangen ist; damit stimmen auch Beschreibung und Abbildungen von A. v. Brunn überein.

Bei Sauropsiden sind Benda's Beobachtungen über die „Mantelbildung“ noch nicht ganz abgeschlossen. „Beim Sperling scheint sie sich in einem ähnlichen Abschnitt wie bei den Säugern abzuspielen, doch kommt es hier nicht zu einem Mantelkörper wie bei den Säugern, sondern nur zu einer lockeren Fadenbildung. Bei der Taube dagegen und ebenso bei Lacerta umgiebt der chondriogene Mantel als eine sehr lockere, äusserst feinfädige Spirale den Kopf und das centrosomale Mittelstück.“

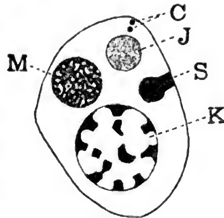
Bei Anuren umkreist eine lockere, sehr zarte Spirale das centrosomale Mittelstück und einen Theil des Axenfadens. Bei Bombinator

liegen chondriogene Bildungen am Kopf und an der Geissel, doch hat Benda bisher keine deutliche Spirale gesehen.

Bei Triton schiebt sich auf dem Rücken des Axenfadens nach dem hinteren Geisselende ein Zipfel des Zellleibs vor, der dicht mit Körnern gefüllt ist. Aus diesen entwickelt sich eine bisher noch nicht gesehene äusserst dicht gewundene Spirale.

b) Irrthümlich als „Nebenkerne“ beschriebene Einschlüsse der Spermatiden.

Wie wir oben erfahren haben, kommt es vielfach auch in den Spermatiden nicht zur Entstehung eines einheitlichen Nebenkerns. Besonders in diesen Fällen lag für die früheren Untersucher die Versuchung nahe, Gebilde wie das Idiozom und den Spindelrestkörper mit einem Nebenkern zu verwechseln.



Textfig. 2.
Spermatide, schematisch.
C=Centralkörper, J=Idiozom, K= Kern, M= Mitochondrienkörper, S= Spindelrestkörper.

Von einem solchen lassen sich die genannten Gebilde ausser auf Grund ihrer Genese am leichtesten an ihrem Verhalten bei der Histogenese der Spermien unterscheiden. Das Idiozom der Spermatiden wird bei der Bildung eines dem vorderen Ende des Spermienkopfes aufsitzenden Spitzenkörpers verwandt; hierbei wird es jedoch meistens nicht gänzlich aufgebraucht; der übrig bleibende Theil (Idiozomrest) pflegt in der Zellsubstanz bis gegen Ende der Reifung zu persistiren. Der Spindelrestkörper dagegen schwindet schon früh vollständig, ohne dass er sich irgendwie am Aufbau der Spermien betheiligt hätte.

Auch die Centralkörper, welche in den Spermatiden von ihrer Hülle (Idiozom) befreit sind, bezw. ihre Abkömmlinge sind in einem schon früher von mir aufgeklärten Fall als Bestandtheile eines Nebenkerns angesprochen worden.

Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass in den Spermatiden mancher Thiere ausser den genannten noch körperliche Einschlüsse anderer, einstweilen unbekannter Art vorkommen, welche ebenfalls zu Verwechselungen mit einem Nebenkern geführt haben.

Im folgenden gebe ich eine Zusammenstellung derjenigen Fälle, in denen die Bezeichnung Nebenkern auf ein in den Spermatiden vorkommendes Gebilde meines Erachtens irrthümlich angewandt ist.

Coelenteraten. Nach Pictet (91) sind in den Spermatiden von Siphonophoren, besonders von Halistemma, stark lichtbrechende Körner vorhanden, welche später zu einem einzigen „Nebenkern" verschmelzen; dieser Nebenkern ist noch in dem Kopf der reifen Spermie, welcher nach Pictet eine vollständige Zelle darstellt, an der Seite des Kerns aufzufinden — Ich möchte glauben, dass nicht dieses Gebilde, sondern zwei am Ursprungspunkt des Schwanzfadens liegende Kügelchen, welche sich ausser dem Kern und dem von Pictet als Nebenkern bezeichneten Körper in der Spermatide finden, die Homologa des echten Nebenkerns darstellen (vergl. oben S. 589).

Echinodermen. Bei Echinodermen liegen nach Pictet (91) in der Zellsubstanz der Spermatide eine Anzahl kleiner stark lichtbrechender Körnchen verstreut, welche von den Resten der letzten Reifungsspindel abstammen sollen. Später verschmelzen sie mit einander, um zuerst zwei, dann ein einziges Kügelchen von homogenem Aussehen zu bilden. Dieses Kügelchen soll ein Nebenkern sein und das Mittelstück der reifen Spermie bilden.

Die Schilderung von Pictet wird von Field (95) in fast allen Punkten bestätigt. Trotzdem erlaube ich mir meine Meinung dahin auszusprechen, dass entweder kein echter Nebenkern vorliegt oder dass seine Verwendung eine andere ist, als von Pictet und Field angegeben wird.

Würmer. Bei Ascaris enthalten die kegelförmigen Spermatosomen in ihren nach van Beneden (83) kaudalen Hälften einen stark lichtbrechenden Körper eingeschlossen, welcher nach Nussbaum (84) durch Zusammenlagerung von Körnern entstehen soll, die in ihrer Gesammtheit das Aequivalent des Nebenkerns bilden. Nussbaum bezeichnet den Körper als Kopfkappe. Nach van Beneden und Julin (84) lässt sich jedoch weder die von Nussbaum über die Entstehungsweise des Körpers geäusserte Ansicht noch seine Bezeichnung als Kopfkappe aufrecht erhalten.

Von Bolles Lee (88) ist bei Sagitta (Chaetognathen) ein Nebenkern von fädiger Struktur aufgefunden, welcher sich, wenn die Spermatide in die Länge wächst, an den nach Bolles Lee

hinteren Pol der Zelle begiebt. In den späteren Stadien schwindet er; eine Betheiligung desselben am Aufbau des von Bolles Lee als Schwanz bezeichneten Theils und des Flossensaums soll nicht ausgeschlossen erscheinen. — Mir ist beim Lesen der Bolles Lee'schen Arbeit eine Vermuthung aufgestiegen, die auszusprechen ich nicht unterlassen kann; nämlich, dass Bolles Lee bei Sagitta Kopf- und Schwanzende der Samenfäden verwechselt hat. Ich möchte glauben, dass sein „filament procephalique“, welches als dünnes Fädchen schon auf einem sehr frühen Stadium aus dem Cytoplasma auswächst und Bewegungen zeigt, den Schwanzfaden darstellt, der von Bolles Lee als Schwanz gedeutete Theil dagegen einem „vorderen Kopfstück“ entspricht, wie es z. B. von W. Voigt (85) bei Branchiobdella beschrieben ist. Der Nebenkern von Bolles Lee entspricht meines Erachtens einem Idiozom.

Bei Eteone, einer Polychaete, wird von Pictet (91) ein Nebenkern beschrieben, dessen Entstehung und Verwendung dieselbe wie bei Echinodermen sein soll. — Meine Ansicht über dieses Gebilde ist ebenfalls die gleiche wie über den Pictetschen Nebenkern bei Echinodermen.

Calkins (95) bezeichnet in den Spermatiden von Lumbricus ein Gebilde als Nebenkern, welches aus den Resten der Verbindungsfasern entsteht und nach einer offenbar nutzlosen Existenz zu Grunde geht. Hier handelt es sich zweifellos um einen Spindelrestkörper.

In den Spermatiden von Branchiobdella (Hirudinei) hat W. Voigt (85) ein „Nebenkörperchen“ beschrieben, welches sich am Aufbau des vorderen schraubenförmigen Theils des Kopfstücks betheiligt und daher wahrscheinlich mit einem Idiozom identisch ist.

Arthropoden. Dass auch die von Metschnikoff (68), Grobben (78), Nussbaum (84) in den Spermatiden von Crustaceen beschriebenen „Nebenkerne“ einem Mitochondrienkörper nicht entsprechen, kann mit einiger Bestimmtheit behauptet werden; jedoch ist es einstweilen nicht möglich, über die wirkliche Natur dieser Gebilde etwas auszusagen.

Bei Blatta hat v. Erlanger (96, 97. 1) den Spindelrestkörper der Spermatiden irrthümlich als Nebenkern bezeichnet.

Mollusken. In Spermatiden von Helix und Arion ist ein „Nebenkern“ von zahlreichen Autoren beschrieben worden. Keferstein (62—66), v. la Valette St. George (67, 74),

Metschnikoff (68), Duval (78) meinten, dass derselbe zum Kopf der Spermie wird. Diese Ansicht hat Nussbaum (84) richtiggestellt. Spätere Untersucher, Platner (86. 1 und 2), Prenant (88. 1), schildern den Nebenkern als einen unregelmässigen eckigen Körper, welcher aussieht, als sei er aus einer Anzahl aneinander liegender Stäbchen zusammengesetzt. Nach Platner (86. 1) liegt er meistens in der Nähe des die Zelle durchsetzenden Schwanzfadens. Schliesslich löst er sich auf, um sich an der Bildung der spiraligen Hülle zu betheiligen, mit welcher der Axenfaden umkleidet wird. — Von v. Korff (99) ist derselbe Körper als Idiozom aufgefasst worden. Dass er diesen Namen verdient, ist auch mir wahrscheinlich, obgleich eine Betheiligung an der Bildung eines Spitzenkörpers bisher nicht konstatirt wurde.

Jedenfalls ist der wirkliche Nebenkern bezw. das Aequivalent eines solchen erst von Benda (98. 2) in Gestalt der *Mitochondrien* aufgefunden worden.

In denjenigen Spermatiden von Paludina, welche sich in die wurmförmigen Samenfäden umwandeln, hat Platner (89. 1) ein schon vorher von Duval gesehenes Gebilde als „Nebenkern“ beschrieben. Es handelt sich um den hier in Fig. 50 (unten links) abgebildeten Körper, über dessen Bedeutung ich nichts auszusagen vermochte. Platner bezeichnet ihn irrthümlich als rosettenförmig und giebt an, dass derselbe sich schliesslich in der Zellsubstanz auflöst.

Bei Pteropoden und Cephalopoden hat Pictet (91) in der Zellsubstanz stark lichtbrechende Körner beobachtet, welche zu einem „Nebenkern“ verschmelzen sollen, der nach kurzer Existenz zu Grunde geht. — Ich möchte bezweifeln, dass in der That ein solcher vorliegt.

Tunicaten. Pictet fand in den Spermatiden von Salpa Körnchen, welche verschwinden, wenn der Kern seine Entwickelung zum Samenfadenkopf beginnt. Diese Körnchen sollen nach Pictet denselben morphologischen Werth wie ein Nebenkern haben. — Den Beweis dafür kann ich nicht als erbracht ansehen.

Wirbelthiere. Hermann (89) hat in den Spermatiden von Salamandra einen Nebenkörper oder Nebenkern beschrieben, welcher sich aus einem farblosen und zwei chromatischen Bestandtheilen zusammensetzt. Die beiden chromatischen Bestand-

theile sind, wie von Böhm und v. Davidoff (95) zuerst angegeben und von mir (97) auf das Bestimmteste nachgewiesen ist, Centralkörperabkömmlinge, während der farblose Körper einem Idiozom entspricht.

In Spermatiden des Meerschweinchens hat v. la Valette St. George 1867 zuerst das Idiozom aufgefunden und irrthümlicher Weise mit dem von ihm bei Insekten entdeckten Nebenkern homologisirt. Derselbe Körper ist dann bei anderen Säugethieren ebenfalls als Nebenkern von Renson (82), H. Brown (85), v. Wiedersperg (85), Kolossow (88) u. a. beschrieben worden. In späterer Zeit kommen andere Namen dafür auf, wie Archoplasma, Sphäre, Mitosoma und schliesslich Idiozom. Schon 1884 hat M. v. Brunn darauf hingewiesen, dass das Idiozom bei Säugethieren mit Unrecht als ein Aequivalent des Nebenkerns bei Wirbellosen bezeichnet werde.

Schluss.

Zum Schluss will ich noch einige die Mitochondrien betreffende Fragen allgemeiner Natur erörtern.

Es ist bekannt und neuerdings namentlich durch A. Fischer (99) nachdrücklichst betont worden, dass die üblichen Fixirungsmittel körnige Niederschläge im Cytoplasma bewirken können. Dass die Mitochondrien derartige Ausfällungsprodukte nicht darstellen, ergiebt sich daraus, dass sie und der aus ihnen hervorgehende Nebenkern vielfach schon in der lebenden bezw. vital gefärbten Zelle sichtbar sind (v. la Valette St. George).

Eine Frage von Wichtigkeit betrifft die Lage und Beziehung der Mitochondrien zu dem Fadenwerk der Zellsubstanz: liegen sie den Fäden des Mitoms eingelagert oder ausserhalb derselben? Benda sieht seine Körner theils deutlich den Plasmafäden eingefügt, theils ergiebt sich nach ihm aus der Anordnung der Körner ihre Zugehörigkeit zu den Plasmafäden, die in denselben Präparaten nach Auswaschung der Körnerfärbung in voller Deutlichkeit erscheinen.

Während der Mitose finden sie sich nach Benda's Beobachtungen bei Salamandra niemals „innerhalb der Fasern der Centralspindel oder innerhalb der zu den Chromosomen strahlenden

Fasern"; „dagegen besteht die Hauptmasse der Polstrahlungen aus Körnerfäden, die bis an die Zellmembran verlaufen".

Nach eigenen Beobachtungen, besonders bei Pygaera, möchte ich ebenfalls glauben, dass die Mitochondrien in der ruhenden Zelle eine intrafilare Lage haben. Meine Figuren geben über diesen Punkt keinen Aufschluss, da die Differenzirung der Schnitte, welche den Figuren zu Grunde liegen, bis zur völligen Entfärbung des Fadenwerks getrieben wurde. An Schnitten, die weniger stark differenzirt waren, habe ich jedoch konstatiren können, dass die Mitochondrien der ruhenden Zelle unter einander durch Fäden verbunden sind, welche in zwei oder mehr Richtungen von ihnen abgehen.

Dagegen liegen sie bei der Mitose ausserhalb der von den Centren ausgehenden Strahlen, sowohl ausserhalb der Spindelfasern als auch ausserhalb der Polstrahlen. Diese Thatsache erscheint wenig befremdlich, wenn man, wie ich es thue, annimmt, dass die bei der Mitose auftretenden Strahlen (grösstentheils) als Neubildungen von den Centren auswachsen (Meves 97. 3, S. 346).

Weiter fragt es sich, ob Mitochondrien auch in anderen als Hodenzellen vorkommen. A priori erscheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie in ihrem Vorkommen auf diese beschränkt seien. Es könnte von den Mitochondrien gelten, was v. Lenhossek (98) mit Bezug auf das Idiozom vermuthet hat: dass es nicht von einem allgemeinen Standpunkt aufzufassen, sondern, von seinem ersten Vorhandensein in den Spermatogonien an, als eine besondere Differenzirung des Zellplasmas zu betrachten sei, welche die erste Anlage bestimmter Theile des Samenfadens bilde.

Es hat nun aber bereits Benda (99) seine Mitochondrien ausser in den germinativen Hodenzellen in den Sertoli'schen und interstitiellen Zellen des Hodens, ferner in jugendlichen quergestreiften und glatten Muskelzellen, in Flimmerepithelien, in vielkernigen Leucocyten des Menschen und in Nierenzellen nachgewiesen. Ich selbst habe Körner, die ich für identisch mit den Mitochondrien der Samenzellen halte, in den Sertoli'schen Zellen des Hodens bei Wirbelthieren sowie bei Wirbellosen aufgefunden.

Das allgemeine Vorkommen der Mitochondrien zugegeben, handelt es sich ferner darum zu ergründen, ob sie mit den

bisher in Gewebszellen beschriebenen Körnern bezw. Microsomen identisch sind. Benda bejaht es, indem er an die Körner erinnert, welche Reinke (94) und Flemming (94) in fibrillenbildenden Zellen des Bindegewebes aufgefunden haben, und besonders an diejenigen, welche Arnold (98) in einer grossen Reihe verschiedener Zellen (Knochenmarkszellen, rothe Blutzellen, Leberzellen, Nierenepithelien, Knorpel- und Bindegewebszellen, verschiedene Deckepithelien meistens von Kaninchen und Frosch, Nervenzellen, glatte und quergestreifte Muskelzellen) durch Anwendung von Isolirungsflüssigkeiten dargestellt und unter dem Namen Plasmosomen beschrieben hat. Dagegen meint Benda, dass die Mitochondrien mit den Granulis von Ehrlich und Altmann nichts zu thun haben, erklärt es jedoch nicht für ausgeschlossen, dass der letztere Autor „bisweilen" (so in den Leberzellen) Mitochondrien vor Augen gehabt habe.

„Den Microsomen", sagt er, „wurde, soweit sie bisher berücksichtigt wurden, wie mir scheinen will, eine einerseits zu allgemeine, andererseits doch nur accidentelle Verbreitung in dem Fadenwerk des Zellleibes zugeschrieben. Ich finde durch elective Färbungen, dass sie ein wohlcharakterisirter Bestandtheil eines beschränkten Theiles der Fäden sind, und dass sie das Baumaterial zu einem grossen Theil bekannter intracellularer Faden- und Faserstrukturen geben." In letzterer Hinsicht zweifelt Benda nicht, dass seine Mitochondrien bezw. Chondromiten mit dem Ergastoplasma von Garnier und M. und P. Bouin zusammenfallen.

Ich für meine Person mache darauf aufmerksam, dass sowohl die Plasmosomen Arnold's als auch die von mir bei Schmetterlingen gefundenen Mitochondrien aus einem Innenkörper (Somation, Arnold) und einer umgebenden Hülle bestehen. Um herauszubringen, ob z. B. die Plasmosomen in der That mit den Mitochondrien identisch sind, werden wir sie mit den zur Darstellung der Mitochondrien angewandten Methoden studiren und umgekehrt auf die Mitochondrien der Hodenzellen die Arnold'schen Isolirungsflüssigkeiten (Jodkali und Osmiumsäure) anwenden müssen. Einstweilen aber thun wir, wie ich glauben möchte, besser, wenn wir Gebilde, die sich später möglicherweise als identisch erwiesen, auseinanderhalten statt sie von vornherein zusammenzuwerfen. In dieser

Weise sollten wir meines Erachtens besonders auch mit einem grossen Theil des „Ergastoplasmas“ der Nancyer Autoren verfahren.

Prenant (99) hat unter der Bezeichnung „protoplasma supérieur“ ausser dem Ergastoplasma das Archoplasma Boveri's, das Kinoplasma Strasburger's, das Idiozom der Hodenzellen und neben weiteren Bildungen schliesslich auch noch die Mitochondrien Benda's zusammengefasst. Gegen die Vereinigung aller dieser Dinge unter einem Namen lässt sich an und für sich wohl nicht viel einwenden, obwohl ich nicht recht einsehe, was dadurch genützt wird. Bedenklich aber scheint es mir, dass Prenant nicht ansteht, die genannten Gebilde sämmtlich als äquivalent oder gar als identisch zu bezeichnen.

Was schliesslich die physiologische Bedeutung der Mitochondrien anlangt, so lässt sich darüber meines Erachtens einstweilen nichts aussagen. Nach Benda sollen sie in einem bestimmten Zusammenhang mit den motorischen Leistungen der Zelle stehen. Diese Hypothese ist offenbar auf die Hodenzellen bezw. Spermien zugeschnitten, kann aber auch für diese, z. B. auf Grund folgender schon früher von mir mitgetheilter Beobachtung, nicht aufrecht erhalten werden. An lebenden Salamandersamenfäden kann man das von Mitochondrien freie Endstück mehr oder weniger weit hinter seinem Anfang abschneiden, ohne dass der Flossensaum dieses Abschnitts seine Bewegung einbüsst (Meves, 99. 1, S. 383).

Jedoch kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Mitochondrien wichtige Bestandtheile der Zellsubstanz darstellen; als solche müssen auch die „Microsomen“ der Gewebszellen angesehen werden, mögen sie nun mit den Mitochondrien der Hodenzellen identisch sein oder nicht. Flemming ist kürzlich von Arnold (99) dahin verstanden worden, dass er die Microsomen der Zellsubstanz als nebensächliche Gebilde auffasse. Eine derartige Meinung liegt Flemming fern, wie aus verschiedenen Stellen seiner Arbeiten hervorgeht; ich verweise z. B. auf folgende: 94, S. 58—61; 96, S. 244—245. Flemming hat in der Rede, mit welcher er die Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Tübingen 1899 eröffnete, betont, dass das Wesen der Zellstruktur von einem Faden- bezw. Netzwerk ausgemacht wird, und dies um so nachdrücklicher hervor-

gehoben, als die bisher vorgebrachten Ansichten über den Bau der Zelle, unter ihnen auch die Fadengerüstlehre, von Arnold (98) als „Theorien" bezeichnet waren [1]). Die biologische Wichtigkeit von Körnern aber, soweit es sich nicht wie wahrscheinlich bei einem grossen Theil der Altmann'schen Granula um Reagentienprodukte handelt, ist von Flemming niemals angezweifelt worden.

Verzeichniss der citirten Literatur.

Arnold, J. (98): Ueber Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.

Derselbe (99): W. Flemming und die Mitomlehre. Anat. Anz. Bd. 16.

Auerbach, L., (96): Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 30. N. F. 23.

Balbiani, G. (69): Mémoire sur la génération des Aphides. Ann. d. Sc. Nat., sér. 5., Zool., t. 11.

Benda, C. (97): Neuere Mittheilungen über die Histogenese der Säugethierspermatozoen. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1896/97.

Derselbe (98): Ueber die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugethierspermien. Verh. d. anat. Ges., Kiel.

Derselbe (98. 2): Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1897/98.

Derselbe (99): Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/99.

van Beneden, E. (83): Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. de Biologie, t. 4.

van Beneden, E. und Julin, Ch. (84): La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. de Belgique, ann. 53, sér. 3, t. 7.

Böhm, A. A. und v. Davidoff, M. (95): Lehrbuch der Histologie des Menschen. Wiesbaden.

---

1) Dieses, trotzdem Arnold selbst fädige Strukturen bei vielen Zellformen sowohl früher als auch in neuester Zeit beschrieben hat. — Arnold spricht sich neuerdings (99) gegen eine Verallgemeinerung in der Richtung aus, dass die Fibrillen den einzigen wesentlichen Bestandtheil aller Zellen ausmachen Nach seiner Erfahrung ist der Antheil der Fibrillen am Aufbau bei verschiedenen Zellen, ja vielleicht bei derselben Zelle unter verschiedenen Verhältnissen ein sehr wechselnder. — Unter diesen Umständen dürfte einer Verständigung zwischen Flemming und Arnold nichts im Wege stehen.

Bouin, P. und Bouin, M. (99): Sur la présence et l'évolution des formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales. Bibliographie anat., ann. 1899.

Brown, Herb. B. (85): On Spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. of Microscop. Sc. Vol. 25, N. S.

v. Brunn, A. (84): Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei den Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

v. Brunn, M. (84): Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

Bütschli, O (71. 1): Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwickelung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21.

Derselbe (71. 2): Nähere Mittheilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21.

Calkins, G. N. (95): The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morphology. Vol. 11.

Duval (78): Recherches sur la Spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. Rev. des Sc. Nat. t. 8 und Journ. de Micrographie t. 3. 1879.

Derselbe (79): Études sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. Rev. des Sc. Nat. t. 8 und Journ. de Micrographie t. 4. 1880.

v. Erlanger, R. (96): Ueber den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. Zool. Anz. Bd. 19.

Derselbe (97. 1): Ueber Spindelreste und den echten Nebenkern in den Hodenzellen. Zool. Centralbl. Jahrg. 4.

Derselbe (97. 2): Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara. Anat. Anz. Bd. 14.

Field, G. W. (95): On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoön. Journ. of Morphology. Vol. 11.

Fischer, A. (99): Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Flemming, W. (94): Morphologie der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 3, 1893. Wiesbaden 1894.

Derselbe (96): Morphologie der Zelle. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. 5, 1895. Wiesbaden 1896.

Derselbe (98): Morphologie der Zelle. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 7, 1897. Wiesbaden 1898.

Garnier, Ch. (99): Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses (Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion). Travail du laboratoire d'histologie, Nancy.

Gilson, G. (84): Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La cellule, t. 1.

Grobben (78): Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien.

Henking, H. (91): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51.

Henneguy, L. F. (96): Leçons sur la cellule. Paris 1896.

Derselbe (98): Sur les rapports des cils vibratils avec les centrosomes. Arch. d'anat. micr., t. 1.

Hermann, F. (89): Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 34.

Derselbe (91): Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.

Derselbe (97): Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50.

Keferstein, W. (62—66): Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs Bd. 3. Malacozoa Abth. 2. Leipzig und Heidelberg 1862—66.

Koehler (92): Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex. Recueil zoologique Suisse, t. 5.

Kolossow, A. (88): Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Samenfäden bei Säugethieren. Centralbl. f. d. med. Wiss., Jahrg. 26.

v. Korff, K. (99): Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.

Korotneff, A. (88): Beiträge zur Spermatologie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31.

Leclercq, Emma (90): Contributions à l'étude du Nebenkern ou corpuscule accessoire dans les cellules (communication préliminaire). Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, ann. 60, sér. 3, t. 20.

Lee, A. Bolles (88): La Spermatogénèse chez les Chétognathes. La cellule T. 4.

Derselbe (96): Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix. La celluie t. 11.

Derselbe (98): Les „Sphères attractives" et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. La cellule T. 16.

v. Lenhossék, M. (98): Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

Metschnikoff (68): Arbeiten der ersten Versammlung der russischen Naturforscher (Abtheilung der Anatomie und Physiologie).

Meves, F. (94): Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44.

Derselbe (96): Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.

Derselbe (97. 1): Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50.

Derselbe (97. 2): Ueber Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. Bd. 14.

Derselbe (97. 3): Zelltheilung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 6, 1896. Wiesbaden 1897.

Derselbe (99. 1): Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.

Derselbe (99. 2): Zelltheilung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 8, 1898. Wiesbaden 1899.

Moore, John E. S. (93): On the Relationsships and Rôle of the Archoplasm during Mitosis in the Larval Salamander. Quart. Journ. of Microscop. Sc. vol. 34.

Murray, J. A. (98): Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix and Arion. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ont. Bd. 11.

Nussbaum, M. (84): Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

Pictet, C. (91): Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mittheil. a. d. zool. Stat. z. Neapel Bd. 10.

Platner, G. (75): Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch f. mikr. Anat. Bd. 25.

Derselbe (86. 1): Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.

Derselbe (86. 2): Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.

Derselbe (86. 3): Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Intern. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. Bd. 3.

Derselbe (89. 1): Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. I. Zelltheilung und Samenbildung in der Zwitterdrüse von Limax agrestis. II. Samenbildung und Zelltheilung bei Paludina vivipara und Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.

Derselbe (89. 2): Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. V. Samenbildung und Zelltheilung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.

Prenant, A. (87): Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie. La cellule, t. 3.

Derselbe (88. 1): Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La cellule, t. 4.

Derselbe (88. 2): Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. La cellule, t. 4.

Derselbe (99): Sur le protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme). Étude critique. Journ. de l'Anat. et de Phys., ann. 35.

Reinke, F. (94): Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.

Renson, G. (82): De la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. de Biologie, t. 3.

Toyama, K. (94): On the Spermatogenesis of the Silk-Worm. Bull. of the Agricultural Coll., Imp. Univ., Tokyo, Japan.

v. la Valette St. George (67): Ueber die Genese der Samenkörper. Zweite Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3.

Derselbe (74): Ueber die Genese der Samenkörper. Dritte Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10.
Derselbe (86. 1): Spermatologische Beiträge. Zweite Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27.
Derselbe (86. 2): Spermatologische Beiträge. Vierte Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28.
Derselbe (87): Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Festschrift für A. v. Kölliker.
Derselbe (97): Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (Bombyx mori). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50.
Voigt, W. (85): Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg Bd. 7.
v. Wiedersperg, G. (85): Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25.
Wilcox, E. V. (95): Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen. Bull. of the Mus. of comp. Zool., vol. 27.
Derselbe (96): Further Studies on the Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum. Bull. of the Mus. of comp. Zool., vol. 29.
Zimmermann, K. W. (91): Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. d. anat. Ges., München.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI und XXVII.

Die Figuren der Tafel XXVI sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Ocular 18 unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates bei Projection auf Objekttischhöhe entworfen. Sie betreffen sämmtlich Zellen aus dem Hoden von Paludina vivipara. Die Hoden waren mit Sublimat-Eisessig fixirt, die mit Wasser aufgeklebten Schnitte nach Bordeaux-Vorfärbung mit Eisenhämatoxylin tingirt.

Fig. 1. Zelle der Vermehrungsperiode, Spermatogonie.

Fig. 2 u. 3. Zellen der Wachsthumsperiode.

Fig. 4—29. Reifungstheilungen der kleinzelligen Spermatocytengeneration, aus welcher die haarförmigen Spermien hervorgehen.

Fig. 30—45. Erste Stadien der Umwandlung einer Spermatide der kleinzelligen Generation in eine haarförmige Spermie. Fig. 39—40 Seitenansichten. (Mit dem Stadium der Fig. 40 ist die Entwicklung noch keineswegs abgeschlossen). Fig. 41—45. Von fünf auf einander folgenden Stadien; Fig. 41 und 42 Ansichten der Mitochondrienbläschen vom hintern Zellpol, Fig. 43—45 Querschnitte durch das „Mittelstück" der werdenden Spermie.

Fig. 46. Stark herangewachsene Zelle der Wachsthumsperiode, Ahnenzelle einer wurmförmigen Spermie.

Fig. 47 u. 48. Prophasen, Fig. 49 Doppelstern der Spermatocyten

erster Ordnung der grosszelligen Generation, aus welcher die wurmförmigen Spermien hervorgehen. In Figur 49 sind die grossen Centralkörper der Fig. 48 in eine Anzahl Körner zerfallen.

Fig. 50—52. Drei Stadien der Umwandlung einer Spermatide der grosszelligen Generation in eine wurmförmige Spermie.

Die Figuren der Tafel XXVII sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Ocular 12 unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates bei Projektion auf halber Objekttischhöhe entworfen. Sie betreffen Spermatocyten der grosszelligen Generation und Umwandlungsstadien der aus ihr hervorgehenden Spermatiden aus dem Hoden von Pygaera bucephala. Die Hoden waren der Puppe entnommen und mit dem Flemming'schen Chromosmiumessigsäure-Gemisch fixirt; die Schnitte mit Eiweiss-Wasser aufgeklebt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 53. Spermatocyte erster Ordnung im Ruhestadium.

Fig. 54—59. Erste Reifungstheilung.

Fig. 60—66. Zweite Reifungstheilung.

Fig. 67—69. Drei aufeinanderfolgende Umwandlungsstadien der Spermatide in die Spermie.

Zur Entwickelung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugethierlunge[1].

Von

Dr. cand. med. u. chir. **P. Th. Justesen,** Kopenhagen.

Die allererste Anlage der Athmungsorgane wurde im Beginne und Mitte dieses Jahrhunderts von v. Baer, Bischoff, Remak, Kölliker, Yalan de la Croix und Waters studirt, später von Kölliker, von Küttner, Stieda, Cadiat und His.

Man fand, dass die erste Andeutung der Lungen in einer einfachen Prominenz an der Vorderfläche der Speiseröhre ge-

1) Auszug eines Theiles einer grösseren dänischen, im Drucke noch nicht erschienenen Abhandlung: Bronchier, Bronchioler og Alveoler i Oksens og Oksefosterets Lunge."

geben sei, ein höckerartiger Vorsprung, der sich erst secundär in zwei Hälften theile, die beiden Lungenanlagen. Die Luftröhre bilde sich von dem mehr kopfwärts liegenden Theile des Oesophagus, indem dieser sich, wie dies besonders His genau beschreibt, durch eine von den Seitenwänden hervorwachsende Scheidewand in zwei sagittal hinter einander liegende Röhre theile, von denen die vordere zur Trachea werde.

Hieraus geht also der Satz hervor: „Die Lungen bilden sich, unabhängig von der Luftröhre, am unteren Ende dieser, an der Bifurcatur".

Wie wachsen aber die hiervon ausgehenden Bronchialröhren?

Schon Remak behauptet, dass die Verzweigung eine monopodische sei. v. Baer, der dasselbe Object benutzt hat, den Hühnerembryo nämlich, sieht dagegen die ersten Bronchialgenerationen sich durch einige sich folgende Dichotomien bilden; bei der späteren Entwickelung findet auch er stets monopodische Theilungen.

Mandl nimmt die dichotomische Theilung an, indem er sagt, dass die Bildung neuer Blasen dadurch erfolgt, dass eine primäre Blase sich in zwei oder vier secundäre theilt.

Kölliker scheint sich Remak anzuschliessen, indem er sagt: „Das Epithelrohr bildet hohle Aussackungen oder Knospen, welche, rasch sich vermehrend, bald in jeder Lunge ein ganzes Bäumchen von hohlen Canälen mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen, von welchen dann durch Bildung immer neuer und zahlreicher Knospen endlich das ganze respiratorische Höhlensystem gebildet wird."

Stieda sagt: „Zuerst ist der Canal einfach, dann theilt er sich in Aeste, welche sich abermals theilen, so dass sowohl durch fortgesetzte Theilung als auch durch seitliche Sprossenbildung ein epitheliales, anfangs noch leicht übersehbares Canalsystem entsteht, dessen blinde Endigungen gewöhnlich etwas leicht erweitert sind. Bemerkenswerth ist, dass an denjenigen Stellen, an denen Seitenäste oder Sprossen sich bilden, zuerst eine ganz geringe Vorwölbung der Epithelialwand des Canals erscheint; dieselbe wird allmählich grösser, weiter, zieht sich in die Länge, bis allmählich ein neuer, blind endigender Seitenast entstanden ist."

Küttner wieder meint, dass nur monopodische Processe sich bei Bildung der Bronchialröhrchen abspielen, führt aber des Näheren aus, dass die ursprünglich monopodische Verzweigung unter dem späteren Wachsthume ein dichotomisches Aussehen annimmt. Bei einem 6—7 cm langen Ochsenembryo findet er den Bronchialbaum von drei weiten, kolbenartig endenden Hauptröhren gebildet, von welchen rechtwinklig Zweige abgehen, die ebenso enden. Das Ende des Bronchialrohrs wächst ungetheilt weiter, während Seitenzweige sich bilden und rechtwinklig vom Stamme heraus wachsen. Diese Seitenzweige wachsen

aber und verzweigen sich reichlicher als der Hauptstamm, und die Verzweigung bekommt daher das Aussehen eines dichotomischen Systems.

Cadiat hat in mehreren Hinsichten originelle Meinungen. Er hat die ganze Entwickelung beim Schafsembryo studirt und ist erstens zu der Anschauung gekommen, dass die Bronchen monopodisch wachsen. Es geschieht keine Theilung der angeschwollenen Enden. Die Anschwellung giebt im Gegentheil an, dass die betreffende Röhre ihr Wachsthum beendet hat. Dem Stamme entlang bilden sich dagegen stets neue Seitenzweige. Diese wachsen jetzt eine Zeit, bis auch sie am Ende anschwellen und damit zu wachsen aufhören, und so geht also das Wachsthum des Bronchialbaumes in stets wechselnden Richtungen vor sich. Nur in dieser Weise kann man sich, meint Cadiat, die zahllosen Zweige des erwachsenen Bronchialbaumes erklären.

Aeby hebt schärfer als irgend ein anderer die monopodische Verzweigung als die allein stattfindende hervor. Ja, er ist in dieser Hinsicht so überzeugt, dass er, obwohl er die betr. Frage selbst nicht untersucht hat, doch Kölliker nicht beipflichten will, dass die erste Lungenanlage eine ungetheilte sei. Dann müsste sie nämlich sogleich mit einer dichotomischen Theilung anfangen, um die zwei Hauptbronchen zu bilden, und dies würde mit den Anschauungen Aebys über die Theilungsvorgänge des Bronchialbaumes nicht stimmen. Die verschiedenen Meinungen über die Anlage der Lungen besprechend, sagt er: „Ein Organ, das in seinem ganzen, so ungemein consequenten Aufbau nichts von Dichotomie weiss, kann unmöglich einer solchen in seinem ersten, grundlegenden Vorgang huldigen und damit seinen späteren Charakter verleugnen“.

His, der diese Zeilen citirt, bemerkt dazu: „Es ist dies eine Vorstellungsweise etwas transscendenter Natur, und fast scheint mir, als habe sich der verdienstvolle Forscher durch seine die Organe personificirende Sprache zu derselben verleiten lassen“.

His hat selbstverständlich Recht, wenn er weiter sagt, dass die Wachsthumsbedingungen eines Organes während der verschiedenen Phasen der Entwickelung nicht dieselbe zu sein brauchen, und dass darum die Processe sich ändern können. Obwohl ich mit der His'schen Kritik der Aeby'schen Anschauungen über die Bronchialverzweigung ganz einverstanden bin, scheint es mir jedoch, dass der Gedankengang, dass ein Organ auf einer Stufe wahrscheinlich sich nach denselben Ge-

setzen entwickelt, die sonst für seine ganze Entwickelung die geltenden sind, mit den Resultaten, die das Studium der Natur in den allermeisten Fällen ergiebt, übereinstimmt. Man darf nicht sagen, dass, wenn es auf einer Stufe sich so und so verhält, dann es auch so auf einer anderen ist, aber wohl, dass so lange wie das Verhältniss hier nicht untersucht ist, der Vorgang, der mit dem übrigen Charakter des Organes übereinstimmt, die Wahrscheinlichkeit vor anderen für sich hat.

Diesen Gedankengang Aeby's will ich für eine Kritik seiner Anschauungen verwenden, auch in so weit wie His diese hat stehen lassen. Ich bin, wie man sehen wird, zu dem Resultate gekommen, dass die Bronchialverzweigung auf allen den Stadien, die ich habe untersuchen können, consequent dichotomisch ist, und ich würde daher als das wahrscheinlichste ansehen, dass dem auch so wäre in den allerfrühesten Stufen, die ich mir nicht habe verschaffen können. Ich werde die Anschauungen Aeby's und His' in dieser Hinsicht genauer besprechen und zu zeigen versuchen, dass ein genügender Beweis dafür, dass der „Stammbronchus" eine monopodische Verzweigung habe, überhaupt nicht vorliegt. Es ist kein Versuch, die Frage durch unberechtigte Analogiefolgerungen zu lösen, ich will nur behaupten, dass die Frage nicht gelöst ist, weitere Untersuchungen dagegen nöthig sind.

Aeby beginnt sein Buch über den Bronchialbaum folgendermaassen: „Unsere bisherigen Vorstellungen von der Lunge des Säugethieres beruhen auf der Voraussetzung einer dichotomischen Verzweigungsweise ihrer Luftwege. Besonders förderlich für das Verständniss des Organes hat sich dieselbe nicht erwiesen, und ich befürchte keinen Widerspruch, wenn ich das betreffende Kapitel als eines der ödesten und undankbarsten der vergleichenden Morphologie bezeichne. Schwächlich, hülflos in eigener Gestaltungskraft erscheint die Lunge wie ein Spielball ihrer Umgebung und ihre jeweilige Gestaltung kaum mehr denn als ein Werk des Zufalls. Die Beziehungen der ungelappten zur gelappten und der an Lappen armen zu der an Lappen reichen liegen völlig im Dunkel, ja es ist kaum noch ein Versuch gemacht worden, solche herzustellen. Der empirischen Form fehlte eben der bewusste Inhalt, ihrem fortwährenden Wechsel der Halt eines leitenden Principes. Das Dogma des dichotomisch getheilten Bronchialbaumes trug die Schuld. In seinem Banne lag selbst die Entwickelungsgeschichte, die sonst wohl zu anderen Ergebnissen hätte führen können, gefangen."

Aeby zeigt, dass der Grundplan des Baues der Lunge derselbe ist für alle Säugethiere.

„Von einem dichotomischen Zerfalle der beiden Luftröhrenäste

ist nirgends die Rede, und es muss in dieser Hinsicht mit der Ueberlieferung ein für allemal gründlich gebrochen werden. Weit davon entfernt, sich beim Eintritte in die Lungensubstanz aufzulösen, bewahrt ein jeder von ihnen seine volle, individuelle Selbständigkeit, indem er, ohne seine Richtung wesentlich zu ändern, das betreffende Organ gestreckten Verlaufes unter allmähliger Verjüngung nach unten hin durchzieht, um erst in dem Winkel zwischen Zwerchfell und Wirbelsäule unweit der Oberfläche zu enden. An diesen Punkt ist also das untere Lungenende zu verlegen."

Diesen Bronchus, der wie eine Axe jede Lunge durchläuft, nennt Aeby „Stammbronchus".

Die Verzweigung dieser ist „streng monopodisch. Gleiches gilt für die weitere Verzweigung ihrer Seitenäste. Abweichungen von dem strengen Gesetze kommen im allgemeinen (!) erst in weiter vorgeschobenen Bezirken dadurch vor, dass der Gegensatz zwischen Stamm und Zweig sich verwischt, indem beide an Stärke einander gleich werden und so äusserlich das Gepräge gleichwerthiger Theilstücke eines gemeinschaftlichen Ganzen annehmen. In den Endverzweigungen dürfte dies wohl zur Regel werden, doch fehlen mir hierüber eigene Erfahrungen. — Die Annahme der Dichotomie findet anscheinend eine Stütze in dem Verhältniss zwischen dem Stamme der Luftröhre und ihren beiden Aesten. Solches ist indessen nicht der Fall. Die Luftröhre ist eine selbständige Bildung, welche in unpaarer Grundlage den paarigen Bronchialbanm zusammenfasst."

Aeby macht als Erster auf die Scheidung des Bronchialbaumes in einen eparteriellen und einen hyparteriellen Abschnitt aufmerksam.

Die primären Aeste des Stammbronchus nennt er Seitenbronchien. Sie sind theils ventrale, die doch eigentlich lateral verlaufen, theils dorsale, die wirklich dorsal verlaufen. Die ventralen und dorsalen alterniren in der Regel, doch nicht bei allen Species. Die Ursprünge der zwei Reihen liegen einander so nahe, dass nur ein ganz schmaler Streifen zwischen ihnen frei bleibt. Die Seitenbronchen bilden die Seiten eines Prisma, dessen scharfer Rand vom Stammbronchus gebildet wird.

Abwärts nehmen die Seitenbronchien an Grösse ab. „Dafür steigert sich ihre Neigung zur Abgabe von Seitenästen an den Stammbronchus. Die betreffenden Uebertragungen lassen sich häufig genug Schritt für Schritt auf das Deutlichste verfolgen. Sie geschehen immer nach innen hin, und dann überdeckt sich das vorher kahle Gefilde des Stammbronchus mit dorsalen und ventralen Nebenbronchien, die, wo sie reichlich und kräftig vorhandez sind, mit ihrem üppigen Geäste die strengen Hauptlinien des Bronchialbaumes verschleiern und das Auge täuschen. Der sicher geschulte Blick wird sich durch sie nicht irre führen lassen. Ihrem Stammvater bleiben sie dicht zur Seite oder, und das ist der häufigere Fall, sie wandern nach abwärts."

Die Nebenbronchien zeigen ihren untergeordneten Rang durch

ihre Unbeständigkeit an, indem sie einigen Thierspecies fehlen. Sehr selten löst sich ein Seitenbronchus in Nebenbronchien ganz auf, und so entsteht denn eine Lücke in der Reihe der Seitenbronchien. „Wohl aber verschwindet der anfängliche Grössenunterschied zwischen beiden Gruppen gegen das Ende des Bronchialbaumes hin immer mehr, bis zuletzt in dessen Wipfel eine Scheidung der typischen von den bloss accessorischen Bestandtheilen bisweilen mit Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Diese sind es, die, wie schon früher angedeutet worden, das wirkliche Zahlenverhältniss der Seitenbronchien in Frage stellen können."

Das eparterielle System besteht immer aus nur einem einzelnen Bronchus, der „ziemlich genau in einer Mittelstellung" zwischen den dorsalen und den ventralen Zweigen entspringt, sich in diesen beiden Richtungen verästelt und verschmolzene eparterielle, ventrale und dorsale Zweige repräsentirt.

Was die symmetrische Divergenz der beiden Stammbronchien angeht, so ist das Verhältniss bei verschiedenen Thierarten verschieden. Nur bei wenigen Arten findet sich Symmetrie. Bei vier Arten bildet der eine Stammbronchus die direkte Fortsetzung der Trachea. In der Regel, aber nicht immer, ist es der rechte Stammbronchus, der sich am meisten dieser Stellung nähert.

Die Seitenbronchien bilden gegen die Spitze des Stammbronchus stets spitzere Winkel mit diesem.

Der erste Seitenbronchus steigt, er sei ep- oder hyparteriell, immer in die Lungenspitze hinauf.

Aeby meint, dass die Sonderstellung des eparteriellen Bronchus „sich in nichts so klar ausspricht", wie in dessen Neigung seinen Platz so zu wählen, dass er sich vom hyparteriellen System abhebt. Sein Abstand vom ersten hyparteriellen Aste ist entweder grösser oder geringer als der Abstand zwischen den ersten hyparteriellen Aesten unter einander; nur bei wenigen Arten war das nicht der Fall.

Der Stammbronchus, der den eparteriellen Ast trägt, ist immer weiter als der andere.

Das bleibende Verdienst Aeby's liegt in seinen ausgedehnten und genauen, comparativen Untersuchungen über die Formen des Bronchialbaumes, die Lageverhältnisse der einzelnen Componenten, die Dimensionen u. s. w. Sein Buch bezeichnete eine Revolution in der Betrachtung der Lungen; aber wie so viele Reformatoren schlug er zu hart, traf zu weit, baute andererseits auch zuviel auf, indem ein Theil des Gebäudes auf schwachen Füssen zu stehen kam.

Wo war die Berechtigung der vielen harten Worte gegen die Dichotomie? War es ihre Schuld, dass man vor Aeby sich nicht die Mühe gegeben hatte, den Bronchialbaum genauer zu untersuchen?

Die Lehre von der Dichotomie der Bronchen war aus

embryologischen Untersuchungen, die sie in so vielen Fällen klar und unzweideutig zu Tage treten liessen, wenn auch die Ergebnisse in anderen Fällen weniger eindeutig waren, hervorgegangen.

Die Anatomen, nicht die Dichotomie, die Gelehrten, nicht die Wissenschaft, trugen die Schuld, dass die Verhältnisse der erwachsenen Lunge nicht ordentlich untersucht worden waren.

Und war es verkehrt, dass man die Dichotomie von den Verhältnissen beim Fötus ohne weiteres in die erwachsene Lunge überführte, so war es ein nicht geringeres Wagniss, wenn Aeby, trotz der errungenen embryologischen Erfahrungen, die Resultate seiner an der erwachsenen Lunge angestellten Untersuchungen in die fötale Lunge übertrug, ja so weit ging, dass er die Möglichkeit einer ungetheilten Lungenanlage bestritt, weil er meinte, in erwachsenen Lungen niemals anderen als monopodischen Vorgängen begegnet zu sein.

Und doch muss er zugeben, dass auf einem gewissen Punkte im Bronchialbaume die Dichotomieen unwiderleglich auftreten, ja, „in den Endverzweigungen dürfte dies wohl zur Regel werden — doch fehlen mir darüber eigene Erfahrungen!“

Diese Dichotomie erklärt er — wie Küttner — ganz willkürlich dadurch weg, dass er ein besonders lebhaftes Wachsthum und eine ebensolche Verzweigung der Seitenäste annimmt. Ein Beweis dafür, dass so was wirklich stattgefunden habe, versucht er aber nicht zu führen. Wir werden später hierauf zurückkommen.

Wie begründet Aeby den so stark betonten Unterschied zwischen Seiten- und Nebenbronchien? Die Seitenbronchien, sagt er, verlaufen in zwei Richtungen, ventral (d. h. lateral) und dorsal. Von ihnen entspringen Nebenbronchen, die in andere Richtungen gehen. Abwärts am Stammbronchus sehen wir doch Aeste medial und wirklich ventral abgehen. Da diese sich nicht nach den — von Aeby geschriebenen — für die Seitenbronchen geltenden Gesetzen richten, müssen sie Nebenbronchen sein, „die an den Stammbronchus abgegeben worden sind“. Aeby sagt wohl, dass man oft die betreffenden Uebertragungen genau verfolgen kann; er sagt aber nicht, wie man das sieht. Auch für His scheint die Aeby'sche Lehre von den Nebenbronchien wenig überzeugend gewesen zu sein, wenn er auch formell seinen Angriff auf den

Bronchus cardiacus beschränkt. Meine Anschauungen über diese Frage werden weiterhin in meiner Arbeit Platz finden.

Wenn Aeby seine Behauptung, dass der Bronchus eparterialis anatomisch verschmolzene, ventrale und dorsale Aeste repräsentire, dadurch stützt, dass jener „ziemlich genau" eine Mittellstellung zwischen den zwei Reihen von hyparteriellen Aesten einnimmt, dann scheint dies nur eine schwache Stütze, da ja diese Aestereihen, wie er selbst lehrt, mit ihren Ursprüngen so dicht aneinander stehen, dass nur ein ganz schmaler Streifen zwischen ihnen frei bleibt. Ein so grosser Bronchus, wie der eparterielle, muss darum, wenn er überhaupt in derselben Gegend der Peripherie des Stammbronchus wie die hyparteriellen liegen soll, eine Mittelstellung zwischen den zwei Reihen einnehmen. Etwas ganz anderes ist es ja, dass der eparterielle Bronchus physiologisch dorsalen und ventralen Aesten entspricht, indem er sich in diesen beiden Richtungen verästelt.

Die Frage hängt auf das genaueste mit der Hauptfrage — Dichotomie oder Monopodie? — zusammen und wird darum erst dann vollkommen beleuchtet werden können, wenn wir diese Streitfrage behandelt haben.

Die mit so grosser Bestimmtheit — „ein für allemal" — von Aeby behauptete Lehre vom Alleinherrschen der Monopodie blieb nicht lange unangefochten.

Schon 7 Jahre später folgte His der an die Embryologen gerichteten Aufforderung Aebys die Sache näher zu untersuchen, und er kam zu wesentlich anderen Resultaten.

His lehrt, dass die ursprünglich einfache Lungenanlage sich secundär theilt und so zwei Röhren bildet, deren Enden nach rückwärts wachsen.

Die Sprossenbildung beginnt beim Menschen am Schlusse des ersten Monats; nach Mitte des zweiten Monats ist der Bronchialbaum schon reich verzweigt.

„Meine eigenen bei früherem Anlasse publicirten Constructionsbilder menschlicher Embryonen zeigen auch ihrerseits den Stammbronchus als ein die mediale bezw. vordere Seite des Astgebietes einnehmendes Rohr, dem die übrigen Bronchen seitenständig angefügt sind."

His giebt Constructionsbilder von einem ca. 4 Wochen alten menschlichen Embryo: „Als erste Spuren einer Gliederung zeigt der linke Lungensack zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen. Davon bildet jederseits die „primäre" Endknospe das dorsalwärts um-

gebogene, blinde Endstück des Epithelganges, während die übrigen von höher gelegenen Stellen desselben ihren Ursprung nehmen."

Jederseits findet sich eine „Endknospe" und eine „Seitenknospe", rechts dazu auch eine „Oberknospe". Jede von diesen bildet die Grundlage für eine der 5 Abtheilungen des erwachsenen Bronchialbaumes. An der Stelle des linken Bronchus, die dem Sitze der Oberknospe der rechten Seite entspricht, fehlt eine solche.

„In charakteristischer Weise sind die Seitenknospen dem Stammbronchus etwas oberhalb der Stelle aufgesetzt, wo derselbe eine scharfe Knickung erfährt."

„Die weitere Ausbildung der epithelialen Lungenanlage erfolgt durch Auswachsen und durch zunehmende Gliederung der fünf primären Knospen. Im Allgemeinen tritt bei den nachfolgenden Vergrösserungen des Gangsystems immer mehr ein Gegensatz zwischen cylindrisch sich formenden Wurzelröhren und aufgetriebenen Endabschnitten oder sekundären Knospen hervor. Die Röhren verlängern sich, und aus ihnen gehen, nachdem sie einmal angelegt sind, keine neuen Knospen hervor. Der Ausgangspunkt neuer Formgebilde sind die sekundären Endknospen. Diese verlieren ihre kugelige Anfangsform, indem sie an der der Anheftung gegenüberliegenden Stelle eine Abplattung erfahren. Es leitet sich dadurch eine Zweischeidung ein, die bald darauf in schärferer Weise sich ausprägt. Derselbe dichotomische Spaltungsmodus wiederholt sich durch spätere Stufen hindurch in ähnlicher Weise, bis schliesslich bei Bildung der Alveolargänge das Hervortreten seitenständiger Knospen wieder zur Geltung gelangt. Während ich in Betreff des Stammbronchus und seiner monopodischen Verzweigung mich völlig an Aeby anschliesse, bin ich im Fall, für die Seitenbronchen einen ausgeprägten dichotomischen Verzweigungsmodus zu vertreten."

His giebt danach Constructionsbilder von einem 8,5 mm langen Menschenembryo. Er bemerkt darüber unter anderem: „Dem kräftig entwickelten Mittelgeschoss gegenüber erscheint das Untergeschoss noch sehr im Rückstande. Wohl sind auch hier schon Anlagen von Seitenbronchen gegeben, dieselben sind indessen nur in Gestalt von kurz oder gar nicht gestielten Knospen vorhanden."

Aeby hat Recht, indem er den eparteriellen Bronchus als dorsoventral beschreibt und ihn als einen den ersten und zweiten Zweigen entsprechenden Ast auffasst. Ende des zweiten Monats ist der Unterschied zwischen der rechten und der linken Seite im wesentlichen nur der, dass dort die Astgebiete des oberen und des mittleren Lappens jedes für sich entspringen, während sie hier auf einem gemeinsamen Stiele sitzen.

Jetzt folgen bei His Constructionsbilder eines 10,5 mm langen Embryo: „Das untere Endstück der Anlage läuft in einige breit gestielte Knospen aus, deren Deutung nicht absolut sicher zu geben ist. Mir scheint, dass der zweite dorsale und der dritte ventrale Bronchus

sich bereits abheben, und dass der dazwischenliegende Stumpf als Ende des Stammbronchus zu deuten ist."

His kann Aeby nicht beipflichten, indem dieser den Bronchus cardiacus als einen Nebenbronchus bezeichnet: „Mag man die Constructionsbilder oder mag man die Durchschnitte selber betrachten, so stellt sich der Bronchus cardiacus stets als Bildung eigener Art heraus." Er ist der einzige Seitenbronchus, der wirklich ventrale Richtung hat. Für seine Selbständigkeit spricht weiter sein frühes Auftreten und der weite Abstand, der ihn sowohl vom ersten wie vom zweiten ventralen Bronchus scheidet. Er ist ein echter Seitenbronchns, der das Schema bricht [1]).

Die linke Lunge entwickelt sich etwas schneller als die rechte. Die Seitenbronchen sind links weiter entwickelt als die entsprechenden rechts. Der erste ventrale Ast entsendet extra einen dorsalen Ast, der in das Obergeschoss emporsteigt und dem rechten eparteriellen Bronchus entspricht.

Alle Seitenbronchen entspringen links ein wenig höher am Stammbronchus als die entsprechenden rechts.

Ueber die weitere Entwickelung sagt His: „Mit zunehmender Entwickelung werden die Formen des Bronchialbaumes immer schlanker, ein System von cylindrischen Röhren schiebt sich in wachsender Ausdehnung zwischen die aufgetriebenen Endknospen und den Stammbronchus ein. An keiner Stelle findet sich eine Andeutung, als ob aus den einmal cylindrisch gewordenen Wurzelröhren Seitensprossen zu entstehen vermöchten. Die einzige Productionsstätte neuer Formbestandtheile sind die Endknospen, und zwar erfolgt die Umgestaltung auf dem Wege dichotomischer Theilung. Die Knospen verlieren ihre kugelige Grundform, indem sie an der der Anheftung gegenüberliegenden Seite sich abplatten und zugleich in transversalem Sinne strecken. Bald tritt eine trennende Furche auf, wodurch die ursprünglich einfache Knospe in zwei getrennte Vorwölbungen auseinander geht. Allmählich emancipiren sich diese letzteren und bekommen auch ihrerseits cylindrische Stiele, woraufhin derselbe Vorgang von Neuem Platz greifen kann. Der Winkel, unter dem zwei neu entstandene Knospen divergiren, ist kurz nach ihrer Entstehung am grössten. Mit zunehmender Verlängerung der Stiele wird der Divergenzwinkel im Allgemeinen geringer" [2]).

„Insofern das untere Ende des Stammbronchus auch seinerseits nach Art einer Endknospe weiter wächst, kann für die unteren Bezirke

---

1) Wäre das nicht ein Fehler des Schemas? Verf.

2) Dieser letzte Punkt zeigt, dass His nahe daran war, die sympodiale Verschiebung der Tochteräste zu finden (siehe später). Nur hat er nicht gesehen, dass die Winkel unter dem späteren Wachsthume nicht nur spitzer werden, sondern auch die Lage ihrer Theilungsaxe und ihrer Winkelschenkel ändern.

(vom dritten hyparteriellen Seitenbronchus aus nach abwärts) das Prinzip einer monopodischen Verzweigung nicht aufrecht erhalten werden, wie denn auch zuletzt der Stammbronchus keineswegs scharf von den Seitenbronchen unterscheidbar bleibt"[1]).

„In der tiefgreifenden Weise, wie dies Aeby thut, darf man, glaube ich, die Vorgänge monopodischer und dichotomischer Sprossenbildung überhaupt nicht zu einander in Gegensatz stellen"[2]).

Nachdem sich eine Zeit lang dichotomische Processe abgespielt haben, „tritt aber ein Zeitpunkt ein, wo die Endknospen aufhören sich dichotomisch zu theilen, und wo sie wieder in ein System mehr oder minder ausgiebiger Seitenknospen auslaufen. Die spätere Geschichte des Bronchialbaumes habe ich bis jetzt keine Gelegenheit gefunden, zu studiren. Zwei Punkte scheinen mir dabei beachtenswerth: Einmal ist die Möglichkeit gegeben, dass die bei zunehmender Entwickelung des Bronchialbaumes eintretende Raumbeschränkung ein weiteres Längenwachsthum gestreckter Röhren hemmt, und dass Aenderungen im Verhalten der sich ausdehnenden Endknospen dadurch bedingt werden. Sodann aber ist ein bonderes Augenmerk auf die Muskelanlagen zu richten. Die cylindrischen Bronchialäste sind schon sehr frühzeitig von circulären Muskelzellen umgeben, und wie mir scheint, darf man deren Bedeutung für die Beibehaltung regelmässiger, cylindrischer Form keineswegs unterschätzen. Die Bildungsstätte der Alveolargänge und der Lungenbläschen fällt in ein Gebiet, in dem die Muskeln keine Rolle mehr spielen, und das daher einer freieren Gestaltung des epithelialen Hohlkörpers Raum bietet."

Noch 6 Jahre nachdem His die vorstehenden Untersuchungen und Resultate veröffentlicht hatte, schliesst sich Miller wieder an Aeby an, indem er jede Dichotomie verneint und sagt: „I have thus far been unable to discover any regularity in their (s. die Bronchialröhrchen) distribution."

Bevor ich mich jetzt zu meinen eigenen Untersuchungen über den besagten Gegenstand wende, werde ich erst einige Mit-

1) Die Monopodie gilt also nur für die Bildung des eparteriellen und der zwei ersten hyparteriellen Seitenbronchen. Nach His wird also der Bronchialbaum folgendermaassen gebildet: 1. Die einfache Lungenanlage theilt sich dichotomisch. 2. Jeder der so gebildeten zwei Bronchen wird zu einem Stammbronchus, der monopodisch rechts drei, links zwei Aeste abgiebt. 3. Alle späteren, unzählbaren Verzweigungen des Bronchialbaumes geschehen dichotomisch. 4. Die Alveolen werden monopodisch gebildet.

2) Man sieht, wie His hier Punkt für Punkt das System Aeby's angreift und, ohne es ganz umstürzen zu wollen, ihm die Consequenz, durch welche der Urheber, bisweilen freilich etwas künstlich, es zu stützen versucht hatte, entnimmt.

theilungen über die von mir verwendete Technik geben müssen. Die Behandlung der Präparate von embryonalen Lungen war immer: Fixation mittelst Formol — Müller's Flüssigkeit (1—10), Färbung mit Alauncochenille oder Hämatoxylin, Einbetten in Paraffin, Canadabalsam. Erwachsene Lungen wurden entweder ebenso behandelt oder mit einer $2^0/_{00}$ Silbernitratlösung durch die Bronchen injicirt.

Als geeignete Methoden hatte ich mir von vornherein die Corrosions- und Reconstructionsmethoden vorgestellt, und ich habe beide in sehr ausgedehnter Weise versucht. Die Corrosion von Injectionen der Lipowit'schen Legirung, die anscheinend sehr schöne Resultate ergab, hat sich mir aber als sehr unzuverlässig erwiesen, indem die allerfeinsten Zweige der Alveolensysteme nicht oder nur ausnahmsweise injicirt, die verschiedenen Astgebiete unregelmässig, einige gar nicht gefüllt und endlich die räumlichen Verhältnisse sehr stark modificirt werden.

Die historisch interessante und für eine vorläufige Orientirung sehr geeignete Reisseissen'sche Methode ist aus ungefähr denselben Gründen für ein genaueres Detailstudium nicht verwendbar.

Als die schönste von allen bisherigen plastischen Methoden steht die Born'sche Methode da.

Ich habe sie in der Strasser'schen Modification verwendet, indem ich die Schnitte auf Schreibpapier gezeichnet und dann die Papierblätter auf die Wachsplatten geklebt habe.

Die im Handel zu habenden, sehr ungenauen Wachsplatten habe ich nach der auch von Strasser angegebenen Walzenmethode geregelt, nur durch ein einfacheres und billigeres Instrumentarium.

Ich lasse, wie Strasser, einige Messinglineale von der Dicke, die ich meinen Platten zu geben wünsche, von einem Instrumentenmacher verfertigen. In einen tiefen Papprahmen lege ich eine dicke Platte aus Spiegelglas. Hierüber wird ein Stück glattes Pergament oder ein Stück Carton, reichlich mit Oel imbibirt, gelegt, dann kommen zwei einander entsprechende Messinglinale, zwischen welchen eine Wachsplatte, ein wenig dicker als die zu machende, und auf diese wird endlich die Zeichnung gelegt. Das ganze (d. h. Lineale und Zeichnung) wird mit einem Stück Pergamentpier oder geölten Carton bedeckt, und jetzt drücke

man kräftig und andauernd mit einem heissen Plätteisen, bis das Wachs weich wird und dem Drucke nachgiebt, so dass das Eisen leicht und glatt auf den mit dem Papier bedeckten Linealen gleitet. Nach Behandlung jeder Platte wird das Eisen auf eine mittelst einer Spirituslampe geheizte Pfanne oder auf den heissen Ofen gestellt. In dieser Weise verschafft man sich leicht und billig Platten von beliebiger und genauer Dicke.

Auch nicht die Plattenmodellirmethode war es aber, die mich zum Ziele führte. Neben ihren schönen Eigenschaften haften ihr auch gewisse Mängel an. Weit besser als irgend eine frühere Methode giebt sie die räumliche Form des Gegenstandes wieder, und die Leichtigkeit, mit der diese der direkten Anschauung zugänglich wird, macht die Methode unübertrefflich für Demonstrationszwecke.

Andererseits ist sie, wo von grösseren Serien und von complicirteren Gegenständen die Rede ist, eine ausserordentlich langwierige und mühselige Methode, und dazu ist sie für feinere Details nicht genau. Sie basirt auf 4 Manipulationen, die jede für sich Fehler einführen müssen:

1. das Zeichnen des Schnittes,
2. das Ausschneiden der Wachsplatte,
3. das Aufeinanderlegen der Platten und
4. die Zusammenklebung der Platten.

Von diesen 4 Punkten ist Punkt 1 fast gar nicht, Punkt 3 nur wenig schädlich.

Bei der Reconstruction solcher grösseren Gegenstände, wie zum Beispiel des Herzens des Embryo oder der Pyramiden der Niere werden auch das Ausschneiden und die Zusammenklebung der Wachsplatten keinen grösseren Schwierigkeiten begegnen. Hierbei kommt wesentlich nur der Fleiss in Frage, und die Genauigkeit des Resultates wird eine vollständig genügende werden können. Wo es sich aber um solche kleine und complicirte Gegenstände wie die kleinsten Bronchien des Fötus oder die Alveolen des erwachsenen Thieres handelt, ist die Sachlage eine andere.

Die allerfeinsten Details darzustellen ist überhaupt unmöglich. Um die schmalen Wachsstreifen wegschneiden zu können, die zum Beispiel den interalveolären Septa und dergleichen entsprechen, muss man sehr starke Vergrösserungen verwenden; hierdurch werden aber die Gesichtsfelder sehr klein, und die Arbeit wird

unausführbar. Und selbst recht grobe Formverhältnisse werden auf diese Weise sehr ungenügend wiedergegeben. So vergleiche man das Bild Millers von einer seiner Reconstructionen mit seiner Zeichnung eines Schnittes durch die verschiedenen Cavitäten des Alveolensystems, und man wird sehen, ein wie dürftiges Verständniss man von diesen und von deren gegenseitigem Verhältniss durch Betrachtung der Reconstruction erhält, wie gering eigentlich das Resultat der grossen Arbeit ist.

Die folgende — soviel ich weiss, nicht früher benutzte — Methode scheint mir in ihrer relativen Schnelligkeit und beinahe absoluten Genauigkeit recht grosse Vorzüge zu besitzen.

Das Princip ist dies, alle Schnitte einer Serie in Form von vergrösserten Zeichnungen in der richtigen, gegenseitigen Lage so zu fixiren, dass man schnell und leicht die einzelnen Zeichnungen vergleichen, die Form- und Lageveränderung eines jeden Hohlkörpers verfolgen und kleine Aenderungen in diesen Hinsichten genau messen kann:

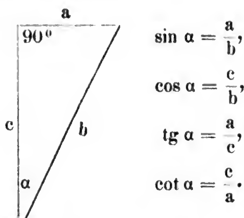
Ich zeichne alle Schnitte einer Serie auf Schreibpapier, das zwar nicht durchsichtig ist aber doch so dünn, dass man durch ein Blatt deutlich die Zeichnung auf einem anderen sehen kann, wenn beide zusammen vor das Licht gehalten werden. Grössere Durchsichtigkeit ist nicht nur unnöthig, sondern nicht erwünscht. Mit der untersten Zeichnung anfangend, befestige ich das eine Ende dieser mit zwei Reissstiften auf eine dicke Pappplatte, hebe den freien Theil der Zeichnung von der Unterlage empor, halte ihn mit der folgenden Zeichnung zusammen gegen das Licht, bringe die einzelnen einander entsprechenden Contouren der zwei Zeichnungen zur möglichst vollständigen Deckung, lege wieder die zwei Blätter, von denen das eine noch frei, das andere an der Unterlage befestigt ist, glatt nieder, und während ich sie stets mit zwei Fingern in ihrer jetzt gefundenen, richtigen gegenseitigen Lage halte, entferne ich die zwei Reissstifte und bohre sie danach durch beide Blätter hindurch. Darauf wird die nächste Zeichnung auf dieselbe Weise zugefügt u. s. w., bis die ganze Serie zusammengeheftet ist; sie wird dann regelmässig rectangulär beschnitten.

Die zwei früher genannten Fehlerquellen, die wesentlich die Ungenauigkeit der Reconstructionsmethode bedingen, werden,

wie ersichtlich, hier vollständig umgangen. Das Zeichnen und das Zusammenlegen der Zeichnungen können mit geradezu beliebig grosser Genauigkeit vorgenommen werden.

Indem man ein so hergestelltes „Bilderbuch“ in beiden Richtungen durchblättert, kann man alle Verzweigungen eines Bronchiolus verfolgen, genau die Form und Grösse der einzelnen Hohlräume und die gegenseitigen Verhältnisse dieser untersuchen. Es liegt in der Methode keine Begrenzung der Ausdehnung, die man seinen Untersuchungen geben kann. Nimmt man die Dicke der Schnitte genügend klein, die Vergrösserung der Zeichnungen genügend gross — und sie braucht hier nicht so gross wie bei der Born'schen Methode zu sein, indem dünne Septa und dergleichen hier nicht zu modelliren, sondern nur zu zeichnen sind; — und zeichnet man mit Genauigkeit, so lässt sich auch das kleinste Detail in dieser Weise darstellen.

Weiter kann man alle möglichen Messungen mit der grössten Genauigkeit vornehmen, nicht nur die von Linien und Winkeln im Papierplane, sondern auch von solchen, die in allen anderen Plänen liegen. Eine jede Linie lässt sich entweder direkt messen oder mittelst des Pythagoräischen Satzes berechnen. Winkel, die im Plane der Zeichnung liegen, werden direkt mit Gradbogen oder genauer trigonometrisch mittelst folgender Formel- und Logarithmentabelle gefunden:

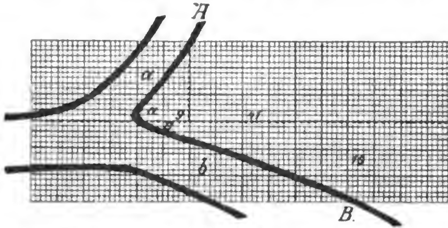


$$\sin \alpha = \frac{a}{b}, \quad \cos \alpha = \frac{c}{b}, \quad \operatorname{tg} \alpha = \frac{a}{c}, \quad \cot \alpha = \frac{c}{a}.$$

In derselben Weise werden die in den das Papier rechtwinkelig schneidenden Plänen liegenden Winkel berechnet, wie aus der beigefügten Zeichnung erhellen wird.

Mit einer Nadel sticht man durch die Zeichnungen hindurch und projicirt in der Weise die Punkte A und B auf den Schnitt, der eben die Winkelspitze der divergirenden Bronchialzweige a

und b aufnimmt. Die Grössen 9 und 41 werden auf diesem Schnitte einfach durch Centimetermaass ermittelt. War die Vergrösserung der Zeichnungen zum Beispiel 1 : 100, hätten wir den Winkel so bestimmt: $\text{tg}\,\alpha + \text{tg}\,B = \frac{15}{9} + \frac{16}{41}$, woraus die Grösse leicht durch Logarithmenberechnung und -tabelle zu finden ist.



Winkel, die den schräg das Papier schneidenden Plänen zugehören, werden durch eine wenig complicirtere Berechnung gefunden, indem man zuerst den Pythagoräischen Satz und danach die oben angeführten trigonometrischen Formeln verwenden muss.

Das Volum aller möglichen Hohlkörper lässt sich recht genau berechnen, indem man sie als Cylinder, Kugel und Sphäroide betrachtet und ihre Diameter in die folgenden Formeln substituirt:

$$V_c = \pi r^2 h;\ V_k = \frac{4}{3} r^3 \pi;\ V_s = \frac{4}{3} \pi a b c.$$

Der grösste Vortheil dieser Methode liegt darin, dass man durch sie seine Untersuchungen weit mehr ausdehnen kann, als es durch die Reconstructionsmethode möglich ist. Ich habe für die hier mitzutheilenden Studien etwas mehr als 1200 Zeichnungen nach meinen im Ganzen mehr als 10000 Schnitte enthaltenden Serien verfertigt. Ein entsprechendes Material nach Born zu reconstruiren wäre selbstverständlich unmöglich gewesen.

Die allerfrühesten Stadien der Entwickelung der Lungen selber zu untersuchen, habe ich keine Gelegenheit gehabt, weil ich mir so junge Embryonen nicht habe verschaffen können. Das früheste Stadium, das mir in die Hände gekommen ist, hat eine Länge von 7 cm [1]). Ich habe weiter die Lungen von 16, 26,

1) Hier, wie überall, wo nicht anders ausdrücklich betont wird,

44, 60, 80, 90 und 102 cm langen Rindsembryonen untersucht, weiter die von 2 Tage, $2^1/_2$ Monat und $1^1/_2$ Jahre alten Ochsen.

Ueberall habe ich die unzweifelhafteste Dichotomie gefunden.

Es muss scharf hervorgehoben werden, dass Worte wie Verzweigungsmodus, Dichotomie, Monopodie u. a. als Bezeichnungen theils für einen Process, eine Entwickelung, theils für das durch diesen Process hergestellte Resultat verwendet werden können, und in der That hat man früher vielfach diese zwei Begriffsreiben vermischt.

Aeby untersuchte und beschrieb das fertige Resultat, wie es in der erwachsenen Lunge vorliegt. Er fand überall auf den grösseren Bronchien monopodisch angebrachte Zweige, und er erlaubte sich zu schliessen, dass sie auch monopodisch entsprungen seien. In den kleinsten Bronchien ändert sich „im Allgemeinen" anscheinend dieses Verhältniss, ja, in den alleräussersten Endverzweigungen, die er freilich nicht selbst untersucht hat, seien die dichotomischen Processe anscheinend die herrschenden. Der Grund, dass die Monopodie hier eine Dichotomie vortäuscht, ist nach Aeby — wie nach Küttner — der, dass die Seitenzweige schneller und reicher als der Hauptstamm wachsen und sich verzweigen, wodurch der Schein entsteht, als ob die zwei Astgebiete von demselben Alter und derselben Ordnung seien. Aeby, der selber die Entwickelung nicht untersucht hat, mag dies als einen nicht ganz unnatürlichen Gedanken angesehen haben; im Munde Küttners lautet der Ausspruch aber sehr merkwürdig. Hat er ja doch verschiedene Stadien der Entwickelung untersucht. Er selbst erwähnt ausdrücklich das eines 50—60 Stunden alten Hühnerembryo, Rindsembryonen von 1, 5, 6—7, 7—8 cm Länge; er sagt, dass die Verhältnisse von hier ab unverändert bleiben, bis der Embryo eine Länge von 38 cm erreicht hat, dass die Verzweigung stets in Form einer Theilung der kolbenförmigen Enden geschieht; endlich hat er auch postembryonale Stadien untersucht — und obwohl er also gesehen hat, dass immer eine dichotomische Endtheilung vor sich geht, lässt er sich dadurch irre leiten, dass die etwas älteren Verzweigungen ein

---

handelt es sich um Rinderembryonen. Die Länge wird von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel gerechnet.

monopodisches Aussehen darbieten, und durch eine etwas künstliche Erklärung verwandelt er die Spitzendichotomie in eine maskirte Monopodie.

Die Endbronchien eines Embryonalstadiums sollten also, anders ausgedrückt, eben in der Spitze (!) eine Seitensprosse entsenden, die aber schneller als der Mutterstamm wächst, wodurch beide das Aussehen zweier gleichwerthiger Schwesterzweige annehmen[1]); bald aber giebt, wie die spätere Entwickelung zeigt, der Seitenspross den Kampf auf, während der Mutterbronchus siegreich weiter wächst — und die Monopodie ist wieder hergestellt. Um seine Darstellung zu behaupten, muss Küttner ein unbegründetes und unbegründbares Postulat nach dem anderen einführen. Er hat seine Resultate theils durch Untersuchung von Schnitten, theils durch Injection einer Mischung von Wachs, Canadabalsam und Zinnober erreicht.

Dass Miller sich Aeby angeschlossen hat, ist einfach dadurch zu erklären, dass er, wie dieser, beinahe nur erwachsene Lungen untersucht hat.

His ist der Frage mit umfassenden embryologischen Untersuchungen näher getreten. Er hat auf allen Stadien, mit Ausnahme von den allerfrühestem in den Spitzen dichotomische Theilungen gefunden, und er hat denn auch keinen Augenblick gezögert, den Verzweigungsprocess als einen dichotomischen anzusprechen. Andererseits hat er keinen Versuch gemacht zu erklären, warum denn die Betrachtung der älteren Theile des Bronchialbaumes, ante sowohl wie post partum, so entschieden für die Monopodie zu sprechen scheint. Dieses Factum, das doch einer Erklärung bedürftig ist, dass andere Forscher zu dem Resultate „eine konsequenten Monopodie“ haben kommen können,

---

1) Warum wächst sie schneller? Und selbst dies angenommen, so ist hierdurch der Vorgang gar nicht erklärt. Man findet nämlich immer die äussersten Enden seitwärts divergirend und zwar ganz gleichmässig zu jeder Seite der Verlängerung der Mutterachse. Warum wächst denn der Mutterzweig plötzlich nach der einen Seite, wenn er einen Zweig nach der andern Seite abgiebt? Und wie kommt es, dass wir, wenn die Entwickelung ein wenig weiter vorgeschritten ist, den Mutterstamm direkt in seiner eigenen Verlängerung fortwachsen sehen, während er früher Winkel bildete?

hat er vollständig unberücksichtigt gelassen. Für die allerersten Stadien, Stammbronchus bis zum dritten, hyparteriellen Ast, lässt er die Anschauungen Aeby's über die monopodische Bildung der Seitenzweige bestehen — hier findet also noch die Monopodie einen letzten Zufluchtsort.

Der jüngst von mir untersuchte Rindsembryo ist, wie schon gesagt, 7 cm lang. Die rechte und die linke Lunge haben eine Länge von 11, beziehungsweise 8 cm. Die Lappen sind deutlich angegeben. Der Bronchialbaum ist schon wohl entwickelt, in den grösseren Bronchien sind Längsfalten der Mucosa. Die Verzweigung betreffend, da findet sich schon jetzt ein wohl ausgesprochener Unterschied zwischen den seitenständigen Aesten der etwas grösseren Stämme und den endständigen der Endbronchien. Man sieht in einem Schnitte öfters die grösseren Zweige auf weiten Strecken von ganz geradem Verlaufe, und von ihnen wie von einem Achsenstamme ausstrahlend sieht man mit wechselnden Zwischenräumen Aeste abgehen, die in Stärke dem Mutteraste nahe kommen und von einem dem ihrigen entsprechenden Baue sind. Geht man aber etwas weiter peripherisch in die äussersten Endverzweigungen hinaus, dann findet man, dass der Achsenstamm nicht mehr seinen Verlauf direkt und ungestört fortsetzt. Verlängert man das Stück von ihm, das eben central vor Abgang eines Seitenastes liegt, dann fällt diese Verlängerung in den Zwischenraum zwischen Fortsetzung des Stammes und den Seitenast, jenem näher, mit ihm einen spitzen Winkel bildend, diesem entfernter, mit ihm einen weniger spitzen Winkel bildend.

Bei einer noch mehr peripher gelegenen Generation theilt die Verlängerung der Achse den Zwischenraum zwischen Seitenast und Mutterstammfortsetzung etwas mehr gleichmässig, und so geht es weiter, bis die Achsenverlängerung der allerletzten Endtheilung den Zwischenraum zwischen den zwei Endästen ganz gleichmässig theilt. Je mehr wir uns von den centralen Theilen des Bronchialbaumes gegen die peripherischen Regionen desselben bewegen, um so mehr ausgesprochen zeichnet sich ein Uebergang der Monopodie in die Dichotomie, der Assymmetrie in die Symmetrie. Absolut regelmässig und stufenweise geschieht dieser Uebergang doch nicht. Es passirt, dass man an einer Stelle, wo die Monopodie und Assymmetrie anders ganz unangefochten herrschen, plötzlich einer ganz

symmetrischen Dichotomie begegnet — ein typisches, obwohl nicht bei allen Arten sich findendes Exempel giebt die allererste Dichotomie, die Bifurcatur, die fast immer ein dichotomisches Aussehen, in einzelnen Fällen auch vollständige Symmetrie während des ganzen Lebens beibehalten (in den Raumverhältnissen begründet!) — wonach wieder mehrere monopodisch abgehende Zweige sich einstellen, bis der langsame, stufenweise sich vollziehende Uebergang in die symmetrischen Theilungen anfängt. Das umgekehrte Verhalten, eine Monopodie in den peripherischen, dichotomisch-symmetrischen Gebieten, kommt dagegen niemals vor, wie das denn auch in der jetzt eben zu gebenden Erklärung der Sachlage natürlich und selbstverständlich begründet ist.

Ganz demselben Totalbild des Bronchialbaumes begegnen wir nun auf allen folgenden Stufen; ja auch die erwachsene Lunge ist nach demselben Schema gebaut. Die Lunge wächst, und der Bronchialbaum verzweigt sich immer reicher. Eine neue Generation entsteht nach der anderen, aber das Verhältniss bleibt stets dasselbe. Die äusserste Verzweigung ist dichotomisch und symmetrisch, nach einer gewissen Zahl von Generationen schwindet die Symmetrie, bis wir das ausgesprochene Bild eines Stammes haben, von dem laterale Zweige monopodisch entspringen.

Schon die Untersuchung einiger wenigen Stadien zeigt nun unzweifelhaft, dass die Zweige, die auf einem jüngeren Stadium dichotomische waren, später in monopodische umgestaltet worden sind. Diesen Vorgang könnte man sich so vorstellen, dass die Achse zwischen die endständigen dichotomischen Zweige sich weiter verlängerte; theils sieht man aber niemals, auch nicht andeutungsweise, so etwas, theils würde daraus eine Achse resultieren, deren Zweige je zwei einander gegenüber gestellt wären; die Aeste sitzen aber immer jeder für sich. Auch sieht man, wie schon His sagt, niemals, dass ein Seitenzweig sich an der Seite eines schon ausgebildeten Stammes zu bilden anfängt. Stieda meint freilich so etwas gesehen zu haben und zeichnet eine kleine Vorbuchtung eines Bronchialrohrs, welche er als den ersten Beginn eines hervorsprossenden Seitenzweiges ansieht, hat aber dies sicherlich falsch aufgefasst. Niemand hat später angegeben, etwas ähnliches gesehen zu haben.

Wie in so vielen anderen Fällen zeigt auch hier das ein-

zelne Stadium der Lungenentwickelung an verschiedenen Stellen die Stufen, die jeder einzelne Zweig nach und nach durchgemacht hat. Man vergleiche die verschiedenen Verzweigungen desselben grösseren Astes oder solche in Lungen verschieden hoher Entwickelung; das Resultat wird immer dasselbe sein:

Der Verzweigungsmodus ist dichotomisch. Das leicht kolbenförmig erweiterte Bronchialende flacht sich am Fundus ab, theilt sich in zwei seitlich abgehende Blasen — „wächst mit zwei Scheitelpunkten“ (Küttner) — aus denen neue Aeste sich bilden, die danach sich wieder dichotomisch theilen werden. Dann ist jedoch schon eine Abänderung der Stellung der zwei älteren Zweige eingeleitet worden; der eine hat den anderen verdrängt, wird etwas weiter als dieser, bildet mehr und mehr die gerade Fortsetzung des Mutterstammes und schiebt darunter den Schwesterzweig mehr und mehr zur Seite, wodurch dieser anscheinend in einen Seitenast monopodischen Ursprunges reducirt wird. Dieser Vorgang findet in der ganzen Wachsthumsperiode der Lunge statt, und in dieser Weise wird nach und nach in jeder Lunge ein Stammbronchus, Glied um Glied durch einander folgende Dichotomieen gebildet; von diesem entspringen die bekannten ep- und hyparteriellen Seitenbronchien, und jetzt folgen stufenweise stets kleinere Zweige peripherwärts, die immer Seitenzweige einer Achse nächst höherer Ordnung, selbst aber auch Achsen der Aeste nächst niedrigerer Ordnung sind, bis wir endlich ganz in der Peripherie die Dichotomieen mehr und mehr angedeutet, schliesslich in ihrer reinen Symmetrie wohl erhalten finden.

Das Gesetz des Verzweigungsmodus ist folgendes: konsequente Dichotomie, die durch ungleiches Wachsthum der Schwesterzweige sowie durch successive Verschiebungen der Theilungsachsen das Aussehen der Monopodie annimmt [1]).

Am schönsten tritt dieses Gesetz in den Alveolensystemen der erwachsenen Lunge hervor, und hier war es auch, wo ich

1) Diese Art des Wachsthumes ist in der Botanik wohlbekannt und wird hier als Sympodie bezeichnet. Die Sympodie, die jetzt beschriebene Richtungsänderung eines ursprünglich seitwärts abgehenden Zweiges der in die Stammesverlängerung hineinwächst, findet sich da sowohl auf dichotomischer wie auf monopodischer Basis.

es erstmals erkannte. Hier geht der Terminalbronchus in Systeme ganz bestimmter Form, mit einer ganz bestimmten Anzahl Generationen, die man auf den verschiedenen Stadien wiedererkennen und vergleichen kann, über. Bei der Beschreibung dieser Systeme werde ich diese Verhältnisse genauer besprechen.

Vorläufig werden wir jetzt noch einen Blick auf die allerfrühesten Stadien der Lunge werfen. Wie früher schon gesagt, bin ich mit Aeby in der Betrachtung einverstanden, dass ein Organ, das in den 99 Hunderttheilen seiner Wachsthumsperiode thatsächlich nach einem gewissen Gesetze sich entwickelt, wahrscheinlich demselben Gesetze auch in dem übrigen Hunderttheile folgt. Ja, mit einer gewissen Modification möchte ich seine Worte zu den meinigen machen: Ein Organ, das in seinem ganzen, so ungemein consequenten Anfbau nur von Dichotomie weiss, wird wahrscheinlich auch einer solchen in seinen ersten, grundlegenden Vorgängen huldigen und damit seinen späteren Charakter vorzeichnen.

Ist es jedoch nicht erwiesen, dass der Verzweigungsmodus des Stammbronchus ein monopodischer ist? Der einzige, der einen Versuch das zu beweisen gemacht hat, ist His. Das Studium der His'schen Abhandlung „Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo" hat bei mir die Ueberzeugung wachgerufen, dass His, der ja wohl die consequenten Spitzendichotomieen der nur ein wenig entwickelten Embryonen beobachtet hat, der aber das Problem der scheinbaren Monopodie der etwas älteren Stämme gar nicht beachtet zu haben scheint, die Monopodie für die allerfrühesten Stufen, wo man viele, unmittelbar einander folgende Entwicklungsstadien haben muss, um den Vorgang in allen seinen Phasen verfolgen zu können, als fest stehend angenommen hat.

Sehe ich jetzt, mit den Erfahrungen, die ich bei meinen Arbeiten mit dem Bronchialbaume der Rinderembryonen gemacht habe, auf die Zeichnungen, die His nach seinen Constructionen giebt, dann bin ich so weit davon entfernt sehen zu können, dass sie die Monopodie des Stammbronchus beweisen, dass sie mir im Gegentheile eher dafür zu sprechen scheinen, dass die Verzweigung hier ganz ebenso, von denselben sympodischen Vorgängen begleitet wie auf allen folgenden Altersstufen, vor sich gehen.

Solche planen Bilder eines räumlich ausgedehnten Astsystems geben selbstverständlich einen sehr dürftigen Begriff von demselben. Viele Aeste, die dem Betrachtenden entgegenstreben, werden in starker optischer Verkürzung gesehen, bekommen vielleicht das Aussehen kleiner, sitzender Knospen, während sie thatsächlich von recht langen Armen getragen werden. Andere, die schief dem Auge verlaufen, werden ebenfalls verkürzt; die Grösse der Winkel, das symmetrische oder asymmetrische Verhältniss der Zweige ihrer Mutterachse gegenüber — viele solche, sehr wichtigen Details werden in solcher Darstellung modificirt oder verschwinden gänzlich. Es sind also nur verhältnissmässig wenige Aeste, die dem Beschauer so glücklich sich zeigen, dass man über diese Verhältnisse klar werden kann.

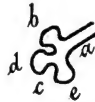
Gründliche, combinirte Betrachtung der Profil- und en face-Bilder, die His gegeben hat, hilft doch in den meisten Fällen über alle Schwierigkeiten hinweg, und es ist nach einer solchen genauen Untersuchung, dass ich die Ueberzeugung gewonnen habe, dass, wenn His nur mehrere Stadien vor dem 4wöchentlichen Embryo gehabt oder nur die sympodische Verschiebung der Bronchialäste erkannt hätte, er nicht die Monopodie für den Stammbronchus hätte behaupten können, dagegen die Dichotomie für das Grundgesetz der Entwickelung des Bronchialbaumes erklärt haben würde.

Auf den Zeichnungen zur Bronchialverzweigung des vierwöchentlichen menschlichen Embryo scheint die Monopodie gar nicht ausgesprochen. Es hat links eine Dichotomie stattgefunden, wonach der eine Ast schon die Leitung übernommen und den ursprünglich gleichwerthigen anderen zur Seite geschoben hat; rechts ist dasselbe schon zweimal vor sich gegangen.

Interessant ist die folgende Bemerkung von His: „In charakteristischer Weise sind die Seitenknospen dem Stammbronchus etwas oberhalb der Stelle aufgesetzt, wo derselbe eine scharfe Knickung erfährt“.

Die schon erwähnten Unvollkommenheiten der bildlichen Darstellungsmethode machen diese Knickung unsichtbar. Das beigefügte kleine Schema zeigt, wie ich mir die ersten Verzweigungsvorgänge des rechten Bronchus vorstelle, und das Schema wird sicherlich einem Schnitte durch die His'sche Sonder-

zeichnung des rechten Bronchus entsprechen. Das primitive Bronchialrohr *a* ist dichotomisch in zwei Blasen *b* und *c* getheilt, *b* ist schon zur Seite geschoben worden, *c* wächst einigermassen direct vorwärts, sein Fundus flacht sich ab und theilt sich dichotomisch in *d* und *e*, die noch gleichmässig zu beiden Seiten divergiren. Dadurch entsteht die Knickung, oberhalb der man ganz gut sagen kann, dass die zwei „Seitensprossen" *b* und *d* aufgesetzt sind.



Betrachtet man die His'schen Bilder des Stadiums von 8,5 mm Länge, dann wird man nur am Bronchialstamme im Untergeschoss etwas, das für Monopodie sprechen könnte, finden. Im Falle, dass der Eindruck, den man durch die unmittelbare Betrachtung dieses Bronchus rechterseits gewinnt, wirklich richtig wäre, dann würde das im höchsten Grade für Monopodie sprechen. Dieser Eindruck ist aber sicher falsch. Die optische Verkürzung modificirt vielleicht das Verhältniss sehr bedeutend; die Fehler, die unabwendbar einer Methode, die so grosse, künstlerische Forderungen stellt wie das Freihandmodelliren, ankleben müssen, tragen wohl den Hauptantheil der Schuld. Endlich muss ich darauf aufmerksam machen, dass His ja selbst sagt, dass die äussersten der hier dem Stamme aufsitzenden Sprossen dichotomisch gebildet sind, was die Zeichnung gewiss Keinem zu verstehen giebt; genau dasselbe gilt für die Sonderzeichnungen der rechten und linken Lunge des 10,5 mm langen Embryo, wie für das linke unterste Bronchialende des 13,8 cm langen Embryo.

Analogiefolgerungen aus den Verhältnissen der ein wenig späteren Stadien sowie genauere Betrachtung der His'schen Zeichnungen haben mir es also wahrscheinlich gemacht, dass die Bronchialverzweigung vom ersten Anfange bis zum Schlusse eine dichotomisch-sympodische sei. Ich bin jedoch auch nicht ausschliesslich hierauf verwiesen. Die Untersuchung einiger Schnittserien des königlichen anatomischen Museums in Kopenhagen, die Herr Prof. Chievitz mir gütigst zur Verfügung stellte, hat mir in dieser Frage jeden Zweifel entfernt. Zahlreiche Momente deuteten direct darauf hin, dass alle Zweige dichotomisch gebildet waren, nichts gab nur die schwächste Andeutung einer Monopodie, und mit Sicherheit konnte ich constatiren, dass der

erste linke Seitenzweig bei der Maus und bei der Ratte und der zweite linke Seitenbronchus des Kaninchens dichotomisch gebildet werden.

Bei einem 10,5 mm langen Kaninchenembryo habe ich folgenden Befund erhoben: Die schon ganz vom Oesophagus getrennte Trachea theilt sich in zwei Bronchen, die abwärts und seitwärts divergiren. Der rechte Bronchus entsendet recht schnell einen starken, eparteriellen Zweig, während der linke verhältnissmässig lange Zeit keinen Zweig abgiebt. Nachdem der linke Bronchus unter die A. pulmonalis gelangt ist, entsendet er seinen ersten Zweig und zeigt an dieser Stelle eine schwache Knickung, die ein Ueberbleibsel der ersten Dichotomie ist und ein Zeugniss davon abgiebt, dass hier der Stammbronchus aus zwei Stücken zusammengesetzt ist. Bei der nächsten Theilung findet sich eine deutliche Knickung, ganz wie His eine solche beim 4 wöchentlichen menschlichen Embryo gefunden hat. Der eine Zweig läuft schräg nach aussen, der andere gerade nach unten, während der Mutterast mehr schräg verläuft und dessen Achsenverlängerung ziemlich genau in die Mitte zwischen die zwei Tochteräste fällt.

Diese letzte Theilung ist also eine typisch dichotomiche. Der exacte Beweis, dass auch der erste Ast dichotomisch gebildet sei, fehlt mir freilich, wenn es auch durch die schwache Knickung des Stammbronchus angedeutet ist. Aber es wäre doch nach den im Vorgehenden mitgetheilten Erfahrungen merkwürdig, anzunehmen: Die Bifurcaturtheilung ist dichotomisch, der erste Seitenbronchus entspringt monopodisch, alle folgenden Zweige bilden sich dichotomisch. Und dies wäre um so mehr unhaltbar, als für die Monopodie, wie ich nochmals nachdrücklich hervorheben muss, kein einziger Beweis geführt worden ist, nur dieser: die nicht ganz jungen Zweige haben ein monopodisches Aussehen. Das ist aber kein Beweis; dieser Umstand erklärt sich leicht durch die sympodischen Vorgänge, die überhaupt für die Formverhältnisse des ganzen Bronchialbaumes von durchgreifender Bedeutung sind. Nur einen Beweis für die Monopodie müsste man als gültig erkennen, wenn es sich nämlich erweisen liesse, dass aus einem schon ausgebildeten cylindrischen Bronchus kleine, seitenständige Ausstülpungen sich bildeten, die später zu Bronchen auswüchsen, so wie Stieda es beim Schafsembryo gesehen zu haben meinte.

Rechterseits in demselben 10,5 mm langen Kaninchenembryo wird erst ein hyparterieller Ast abgegeben, und der Stammbronchus zeigt wieder hier eine scharfe Knickung; der erste hyparterielle Zweig sieht vollständig monopodisch aus, danach folgen zwei ganz typische Dichotomien, danach endlich eine abgeflachte Endblase in dem ersten Stadium der dichotomischen Theilung.

Die Bronchialverzweigung ist also eine dichotomische.

Wie verhält sich aber eine Dichotomie zur nächst vorgehenden und zur folgenden?

In seinem trefflichen Werke über die Menschenlunge hat Waters auf diese Frage folgende Antwort: „Wenn ein Ast sich zweimal nach einander theilt, kreuzt das Septum der zweiten Theilung das der rechten rechtwinkelig".

Untersuchungen von Serienzeichnungen, von Corrosionen und von frischen Lungen, sowie auch von Aebys Zeichnungen haben mir hierüber folgendes gelehrt: Es giebt eine sehr starke Tendenz der Theilungen, in abwechselnden, einander rechtwinkelig schneidenden Planen zu liegen [1]). Des weiteren will ich mich an dieser Stelle hierüber ganz kurz fassen und nur das hervorheben, dass Abweichungen von der genannten Regel auch vorkommen. Es giebt Fälle, wo zwei einander folgende Theilungsplane sich nicht unter 90°, sondern unter ungefähr 120° kreuzen, und das erklärt sich meiner Meinung nach dadurch, dass die Raumverhältnisse solches nothwendig gemacht haben. Es sind dies Ausnahmefälle, in denen die Natur sich zur Abweichung von einer Grundregel gezwungen gesehen hat. Bei Besprechung der Spiralstellung der Seitenzweige und der Drehung der Schleimhautfalten wird dieses weiter beleuchtet werden.

Es ist erwiesen, dass die Verzweigung sich in der in der Botanik sogenannten sympodischen Form vollzieht. Es liegt dann nahe zu fragen, ob in der Stellung der Aeste zu ihrer Achse auch eine Regel sich erweisen lässt, ähnlich wie die botanische, dass bei einer bestimmten Pflanze immer ein bestimmter Theil der Peripherie zwischen zwei einander folgenden Zweigen liegt, ferner, dass in charakteristischer Weise die Zweige schraubenförmig angeordnet sind.

---

1) Schon Waters hat dieses angedeutet. Die Allgemeingültigkeit, die er dem Satze verleiht, besitzt er aber in Wirklichkeit nicht.

Dieses ist indessen nicht der Fall. Die Zweige entspringen bald mit 90°, bald mit 180° Zwischenraum. Die Schraube windet sich bald rechts, bald links um. Dieses lässt sich besonders gut an Corrosionspräparaten untersuchen. Hier fällt dann auch ein anderes Phänomen auf, das in dieser Hinsicht von Bedeutung wäre. Die Corrosionen zeigen nämlich sehr schöne Ausgüsse der in allen ein wenig grösseren Bronchen wohl entwickelten, längslaufenden Schleimhautfalten. Diese zeigen sehr oft eine deutliche Windung, bilden eine sehr lang ausgezogene Spirale der Achse entlang. An einigen Stellen ist diese Windung sehr gering, an anderen recht stark — sie fehlt im Stammbronchus — eine Strecke geht sie links um, und gleich danach geschieht sie eine Weile nach rechts. Wo die Schleimhautfalten die Windungsrichtung ändern, nimmt die Schraube, in der die Bronchialzweige angebracht sind, dieselbe Bewegung vor.

Dieses deutet auf eine Verbindung zwischen den zwei Phänomenen.

Was ist es denn, was die Schraubenstellung der Bronchialzweige und deren Variabilität bedingt, und wie entstehen die Windungen der Schleimhautfalten und deren stets wechselnde Intensität und Richtung?

Wenn die dichotomischen Theilungen immer in einander rechtwinkelig sich kreuzenden Planen vor sich gehen, dann ist es klar, dass der Winkelabstand zwischen zwei einander folgenden Zweigen immer 90° sein muss. Die Neigung zur Bildung von grösseren Schrauben zeigt, dass das Hervorwachsen des einen Zweiges als Hauptachse und das Zurseiteschieben des anderen als Seitenzweig nach einer gewissen Regel geschehen. Wenn nicht specielle Umstände dem entgegentreten, werden die Rollen immer in ganz bestimmter Weise vertheilt.

Eine linksseitige Schraube ist demnach folgendermassen gebildet worden:

1) Dichotomie Nord-Süd. Nord wird Achse.
2) „ Osten-Westen. Osten wird Achse.
3) „ Nord-Süd. Süd wird Achse.
4) „ Osten-Westen. Westen wird Achse.

Würde die Schraube sich hier in eine rechtsseitige ändern,

dann würde das nächste Mal bei der Dichotomie Nord-Süd Süd statt Nord Achsenverlängerung werden.

Ein solcher Wechsel muss, glaube ich, durch die Raumverhältnisse erklärt werden. In dem eben gegebenen Exempel wäre dann für ein Auswachsen nach Süden nicht der genügende Platz vorhanden gewesen, und der Schwesterzweig sei dann gegen Norden ausgewachsen.

Eben derselbe Umstand ist es nach meiner Anschauung, welcher die rechten Winkel, die die Theilungsplane in der Regel mit einander bilden, in einigen Fällen modificirt, derselbe wieder, welcher die Windung der Schleimhautfalten hervorruft.

Wenn eine Dichotomie sich in einem Plane gebildet hat, der den vorangegangenen Plan kreuzt, dann ist es leicht denkbar, dass sie in einigen Fällen so zwischen die Nachbarn hinein gedrängt wird, dass sie sich in diesem Plane nicht oder nur schlecht weiterentwickeln könnte. Eine kleine Aenderung des Planes, d. h. eine Rotation des Mutterzweiges, würde vielleicht bessere Wachsthumsbedingungen herbeiführen können, — dadurch würde aber sowohl eine Abweichung von dem regelmässigen Verhalten der Winkelabstände der Zweige, wie auch eine Windung der Schleimhautfalten bedingt sein.

Der Umstand wieder, dass man im Stammbronchus keine Windung der Schleimhautfalten beobachtet, spricht, scheint mir, dafür, dass diese Anschauung richtig ist. Der Stammbronchus ist unzweifelhaft der von allen Bronchen, dem sich die geringsten Raumschwierigkeiten behindernd entgegenstellen. Alle seine direkten und indirekten Aeste müssen mit anderen Organen und mit einander um den Platz ringen. Er allein findet immer den Weg frei. Rasch und unbehindert wächst er durch die betreffende Thoraxhälfte ihrer Längenachse nach hindurch.

Ist der Winkelabstand zwischen zwei Aesten 180°, dann muss das darin begründet sein, dass der Stamm einmal von seinem Principe abgewichen ist. Er hat sich zweimal nach einander in demselben Plane getheilt, wodurch ein Winkelabstand von entweder 0° oder 180° entstehen musste. Einen Winkelabstand von 0°, d. h. 2 Zweige auf einander folgend, gerade über einander sitzend, habe ich niemals gesehen. Einen Winkelabstand von 180° dagegen ab und zu. Eine solche Abweichung

würde wieder aus Raumverhältnissen zu erklären sein. So finde ich in einer Corrosion einen recht grossen Bronchus, der mit seinen Aesten und deren Lobuli eine ganz flache, beinahe blattartige Ausbreitung bildet, dicht gegen andere Astgebiete, theils von gleicher, theils von anderer Form, gedrückt. Es scheint, als ob hier nur Platz für Theilungen in diesem bestimmten Plane gewesen sei, und dem entsprechend entspringen die Aeste hauptsächlich an den zwei Seiten der Achse, während nur wenige und kleine an den zwei anderen Seiten sitzen.

Betrachten wir jetzt genauer den Aeby'schen Stammbronchus und seine Zweige, dann zeigt sich hier ein mit den vorhergehenden Darstellungen übereinstimmendes Phänomen:

Die hyparteriellen Bronchien des Menschen sind theils ventrale, theils dorsale, wozu doch zu bemerken wäre, dass, wie His sagt, die ventralen in der That laterale sind, während die dorsalen direct dorsal verlaufen. Die in den zwei Richtungen abgehenden Aeste alterniren im allgemeinen, doch nicht ganz regelmässig.

Der Winkelabstand zwischen den zu den zwei Reihen gehörigen Aesten ist also 90°; die Schraube wechselt aber stets in ihrer Richtung, indem sie bei Abgang jedes Astes von Rechtsdrehung in Linksdrehung und umgekehrt umschlägt. Hier muss also bei jeder Dichotomie der Zweig, der am meisten medial und vorne gelegen war, in den Stammbronchus übergegangen sein, während die lateralen und hinteren zu Seitenbronchien geworden sind. Dieses lässt sich auch durch directe Untersuchung der entsprechenden Embryonalstadien bestätigen. Man sieht hier direct und unzweifelhaft, dass die Seitenbronchien durch Dichotomien in rechtwinkelig sich kreuzenden Planen sich bilden und die hinteren und lateralen Zweige dieser Dichotomien sind.

Als Ursachen dieses Verhaltens muss man meiner Meinung nach wieder an die Raumverhältnisse denken. Die Wirbelsäule und das Herz sind Factoren, die wohl die Bildung der Seitenäste in den betreffenden Richtungen hindern können.

Beinahe einen Beweis für die Richtigkeit dieser Vermuthung giebt der Bronchus cardiacus ab. Derselbe schiebt sich unter das Herz hinein in einer gerade entgegengesetzten Richtung als die „ventralen“, d. h. lateralen Zweige. Er ist, sagt His, ein

wirklich ventraler Seitenbronchus[1]). Hier tritt schon die Neigung **zur** Abgabe von Aesten in alle 4 Hauptrichtungen hervor. Die **Entwickelung** ist durch die Raumverhältnisse gebunden gewesen. **Sobald** ihr diese freie Hände geben, treten auch die Gesetze zu **Tage**, die im ganzen späteren Leben die leitenden bleiben.

Aeby giebt Abbildungen von zwei Corrosionspräparaten **der** ersten Bronchialzweige eines 35 und eines 38 Jahre alten **Mannes**. Man braucht nur einen Blick auf diese Tafel zu werfen, um zu sehen, wie die zwei Stammbronchien und die ventralen Seitenbronchien sich den Contouren des Herzens anschliessen. **Der** kürzeren basalen Fläche und dem längeren linken Rand des **Herzens** entsprechend, bleibt der linke Stammbronchus in einer **bedeutend** längeren Strecke ohne Aeste als der rechte.

Uebrigens ist der Mensch, wie die Bilder Aeby's zeigen, eine der mit wirklich ventralen Seitenbronchien am spärlichsten versehenen Arten. Wieder eine Wirkung der Raumverhältnisse. Der Brustkasten des Menschen ist breit, aber verhältnissmässig flach. Bos taurus hat eine Menge wirklich ventraler Seitenbronchien (Aeby nennt sie ganz willkürlich „Nebenbronchien"). Der Thorax des Ochsen ist mehr zusammengedrückt, mit grossem Diam. antero-post. und bietet reichlich Platz an beiden Seiten des Herzens.

Phoca vitulina, Bradypus tridactylus, Auchenia lama, Phascolomys Wombat, Lemur mongoy sind alle mit wirklich ventralen Seitenbronchien („Nebenbronchien") mehr oder minder reichlich versehen. Untersucht man genauer die von Aeby gegebenen Bilder, und vergegenwärtigt man sich einigermaassen die zwei Hauptdiameter des Thorax der Thierspecies, von dessen Lungen er Präparate abbildet, überlegt man den Platz und die Zahl der angegebenen Nebenbronchien, vergleicht man diese Verhältnisse mit einander und mit der Lage des Herzens, so spricht, scheint mir, alles dafür, dass es das Herz und die Wirbelsäule sind, die in einigen Fällen und auf gewissen Strecken des Stammbronchus die Bildung medialer und ventraler Bronchien hindern.

Der eparterielle Bronchus des Menschen ist nach Aeby und His dorsoventral, entspringt ungefähr in der Mitte zwischen

1) besser doch medial. Verf.

den zwei hyparteriellen Reihen. Diese seine Lage scheint mir, angesichts der Grösse des besagten Bronchus und der grossen Nähe, in der die zwei Reihen nebeneinander liegen, ohne zwingende Bedeutung, kann wenigstens nicht die Ansicht, dass der eparterielle Bronchus etwas ganz eigenartiges sei, rechtfertigen. Ihm gegenüber haben sich specielle Verhältnisse geltend gemacht, die in seiner eparteriellen und dorsoventralen Lage, sowie im Mangel von etwas morphologisch entsprechendem in der linken Lunge, endlich in einer Besonderheit seines Abstandes von dem ersten hyparteriellen Bronchus bestehen.

Alle die Argumente, durch welche Aeby aus dem eparteriellen Bronchus ein für die betreffende Lunge spezielles Organ, dem nichts entsprechendes in der anderen sich findet, machen will, scheinen mir sehr schwach, mehr theoretisch als practisch erwiesen, und diese Lehre scheint mir ganz zu Boden zu fallen, wenn man den Verzweigungsmodus auf diesem Stadium für dichotomisch ansieht. Zwar habe ich nicht durch directe Untersuchungen die absolute Nichtexistenz der monopodischen Verzweigung des Stammbronchus beweisen können. Das Gebiet, auf dem die Monopodie noch nicht direct und vollständig ausgeschlossen ist, müssen wir aber jetzt als so minimal bezeichnen, und es sprechen so zwingende Gründe gegen ihre Existenz, dass sie als beinahe ausgeschlossen angesehen werden kann.

Mir scheint also, dass man die zwei Aeste, die jederseits durch die erste Dichotomie gebildet worden sind, für homologe ansehen muss. Der rechte eparterielle Bronchus entspricht genetisch dem ersten hyparteriellen linkerseits. Die anatomische Assymmetrie wird physiologisch dadurch compensirt, dass der eparterielle Bronchus rechts gemeinsam mit dem ersten hyparteriellen ein Gebiet kanalisirt, das eben dem linksseitig von dem ersten hyparteriellen, reich entwickelten Zweige allein versorgten entspricht. Die Bildung der zwei Lappen rechts ist eine secundäre Wirkung, einfach durch die Assymetrie des Gefässsystemes hervorgerufen, und wenn der linke, obere Lungenlappen ungetheilt geblieben ist, dann ist derselbe Umstand der entscheidende gewesen, indem die erste Dichotomie des linken Stammbronchus etwas später erfolgt ist als die der rechten, nämlich erst nachdem der Bronchus unter die A. pulmonalis gelangt war.

Eine weitere Consequenz daraus, den Stammbronchus als durch zahlreiche Dichotomien aufgebaut anzusehen, ist, dass man eigentlich nicht berechtigt ist, von einem Stammbronchus wie von einer primären Achse und von dessen Seitenzweigen als von Bronchien erster Ordnung zu sprechen. Der Stammbronchus ist aus zahlreichen Stücken höchst verschiedener Ordnung zusammengesetzt, und jeder seiner Seitenzweige hat dieselbe Ordnung, wie das eben vor seinem Abgang befindliche Glied des Stammbronchus. So schwindet auch das merkwürdige Verhältniss, dass man in der Spitze des Stammbronchus einen kleinen Zweig erster Ordnung, ja den Stammbronchus selbst direct in die Alveolensysteme übergehen sehen kann, während dieses an mehr centralen Stellen eine sehr grosse Anzahl von Generationen in Anspruch nimmt.

Die Abstände zwischen zwei einander folgenden Aesten betreffend, so müssen dieselben ja von der Schnelligkeit abhängen, mit der die dichotomischen Theilungen einander folgen und von der Grösse des späteren Wachsthumes. Diese Schnelligkeit ist, wie die Corrosionspräparate und die Schnittserien übereinstimmend zeigen, sehr wechselnd. Selbstverständlich sind die Abstände im allgemeinen sehr viel grösser bei dem erwachsenen Thiere als bei Embryonen, grösser bei den grossen als bei den kleinen Bronchien. Allen gemeinsam ist nur die grosse Variabilität der Abstände.

Aus einem Corrosionspräparate eines 2 Tage alten Kalbes entnehme ich ein Stück Bronchus folgender Dimensionen: Länge 4,5 cm. Lumen des centralen Endes 1,7, das des peripherischen 1 mm. Es gehen hier 15 Zweige ab und zwar in folgenden Abständen: 4,5—1,5—2—3—2,5—0,5—3—1,5—2—1,5—2,5—2,5—2—1,5 mm.

Durch eine Serie von 200 Schnitten habe ich einen kleineren Bronchialstamm eines 44 cm langen Ochsenembryo verfolgt. Es gingen 15 Zweige ab in folgenden Abständen: 12—8—16—16—17—14—15—11—26—2—12—5—10—4 Hundertelmillimeter.

Ganz entsprechende Resultate ergibt die Untersuchung eines aufgeschnittenen Stammbronchus.

Lumenverhältnisse der Zweige: Es folgt beinahe von selbst,

dass die vom Stammbronchus entspringenden Zweige stets kleiner werden, je mehr peripherisch sie diesem aufsitzen. Dieses Abnehmen der Lumina erfolgt aber mit grosser Unregelmässigkeit. Untersucht man einen aufgeschnittenen, axialen Bronchus, oder nimmt man einen solchen aus einem Corrosionspräparate, dann findet man überall zwischen den grösseren Zweigen ganz kleine hie und da ohne nachweisbare Regel angebracht. Dieser Unterschied unter den Aesten einer gewissen Region findet sich aber nur auf älteren Achsen. Er ist deutlich genug im Wachsthume entstanden. In den ganz jungen Generationen macht sich immer eine ganz andere Gleichartigkeit geltend.

Dieser Entwickelungsunterschied ist, glaube ich, kein prädestinirter, sondern er hat sich secundär unter dem Einflusse der Raumverhältnisse oder — was wohl dasselbe bedeutet — der Ernährungsbedingungen entwickelt. Die dünneren Aeste breiten sich nur in einem mehr beschränkten Bezirk aus, in welchem sie sich sehr schnell in eine Menge von ganz kleinen Aesten auflösen. Sie sind den grösseren Zweigen gegenüber quantitativ minderwerthig, womit aber, wie später gezeigt werden wird, sicherlich keine qualitative, physiologische Minderwerthigkeit folgt. Diese Erfahrungen stimmen mit dem von Braune und Stahel gefundenen Gesetze überein, dass die Grösse eines gewissen Bronchialdurchschnittes von der durch das Lumen zu befördernden Luftmenge abhängig ist.

Eine zweite Form von Lumendifferenz ist die, dass ein Seitenzweig in den älteren Abschnitten der Lunge in der Regel enger ist als das Stück des Achsenstammes, das ihm homolog ist, so die Seitenbronchien enger als das ihnen entsprechende Stück des Stammbronchus.

Aus diesen Umständen folgt, dass mit Angabe der Weite eines Bronchialastes mit Rücksicht auf seine centrale und peripherische Lage eigentlich nichts gesagt ist. Es muss die Generation des betreffenden Bronchialdurchschnittes angegeben werden, weiter mindestens, ob der Durchschnitt im Stammbronchus oder einem der grösseren axialen, lobären oder lobulären Bronchien gelegen ist.

Wir verlassen jetzt die mehr dem Embryonalleben angehörigen Fragen und wenden uns den Verhältnissen des postembryonalen Zustandes, speciell den Alveolensystemen, zu.

Seit 200 Jahren ist die erwachsene Lunge ein Objekt wissenschaftlicher Forschung. Die sehr interessante, ältere Geschichte, in der besonders die Namen von Malpighius und Reisseissen hervorleuchten, werden wir hier bei Seite legen müssen. Nur das wollen wir erwähnen, was man uns seit Mitte dieses Jahrhunderts über die feineren intralobulären Verzweigungen berichtet hat.

Waters findet im Lobulus monopodische, dichotomische und trichotomische Theilungen.

„The number of dichotomous divisions, which take place, from the entrance of the bronchial tube into the lobe, to its termination in the tube, which have connected with it the ultimate ramifications, varies, according to the distance of this latter from the point of departure of the lobular bronchial tube. I have found the fifth, sixth, seventh and eight divisions the last."

Die Aeste sollen in mehr centralen Gebieten mehr stumpfwinkelig, in den peripherischen mehr rechtwinkelig abgehen.

Waters findet in der Regel beim Menschen keine Alveolen am Terminalbronchus, nur an den Infundibula.

An einer gewissen Stelle erweitert sich der terminale Bronchus in eine Cavität, in welche mit Alveolen besetzte Canäle, „air sacs", einfach oder schwach getheilt, in einer Anzahl von 6—8—10 münden.

Schulze findet beim Menschen dichotomische Theilungen, bis das Lumen der Bronchien auf 4 mm herabgestiegen ist. Dann hören die dichotomischen Theilungen auf, und es werden jetzt spiralig angeordnete, mit dem Stamme Winkel von ca. 45° bildende monopodische Aeste abgegeben. Von diesen gehen wieder Aeste unter beinahe rechten Winkeln aus: „Die respirirenden Hohlräume stellen rundliche Gänge dar, welche unter zwei- bis viermaliger, spitzwinklig-dichotomischer Theilung auf einer Entfernung von 2—4 mm von jedem Bronchialende aus sich verzweigend mit kleinen, meistens trichterförmig sich erweiternden Endausläufern und ähnlich gestalteten seitlichen Aestchen — beide wegen des verhältnissmässig engen Einganges und weiten Grundes infundibula genannt — blind endigen." Schulze giebt diesen Infundibula die Bezeichnung Alveolargänge.

Kölliker beschreibt, wie Alveolen erst vereinzelt an einer Seitenwand sich einstellen, dann hier zahlreicher werden und dann erst stufenweise über die ganze Innenwand des Rohres sich ausbreiten, wodurch aus einem Bronchiolus respiratorius ein Alveolengang gebildet wird.

Miller findet, dass in der Hundelunge aus einem Terminalbronchus eine Anzahl „passages" entspringen, die in je eine Erweiterung übergehen. Hiervon gehen neue Passages aus, die sich wieder in Cavitäten öffnen, deren Wände mit Alveolen besetzt sind. Miller vergleicht das System mit der Einrichtung eines pompejischen Hauses: Vom Terminalbronchus gehen aus Vestibula, die in Atria einführen, aus diesen

leiten Fauces „air-sac-passages“) in Peristyla („air sacs“), die mit Cubicula („air-cells“, Alveolen) besetzt sind, ein. Es finden sich Alveolen am Terminalbronchus, am Atrium und an den Air-sacs.

Die Air-sacs sind ungefähr doppelt so gross wie das Atrium.

Die Anzahl der verschiedenen Hohlkörper der Hundelunge giebt uns Miller in der folgenden Tabelle:

Trachea 1, R. and L. Bronchi 2, Lobar Bronchi 6, 1. Order Bronchi 24, 2. Order Bronchi 164, 3. Order Bronchi 1021, Lobular Bronchi 16000, Atria 64000, Air Sacs 192000, Air-cells of Bronchi 320000, Air-cells of Atria 320000, Air cells of Air-sacs 1920000, Total of Air cells 2560000.

Leider erzählt Miller gar nicht, wie er die Zahlen dieser Tabelle gefunden hat.

Die Anschauungen Aeby's über den Verzweigungsmodus der Bronchien haben wir schon kennen gelernt. Hier sollen nur einige von ihm herrührende Angaben über die Zahl der Alveolen besprochen werden.

Aeby kritisirt die Angabe Huschke's, nach welcher die zwei menschlichen Lungen zusammen 1700—1800 Millionen Alveolen enthalten sollen. Aeby berechnet, dass das Weib 322,500000, der Mann 404,500000 Alveolen besitzt. Als Grundlage der Rechnung dient folgendes: Der durchschnittliche Diameter der Alveolen ist $^1/_5$ mm; die Form der Alveolen schwankt um eine Kegelfläche. Jeder Alveolus fasst dann $^1/_{250}$ cbmm. Jedes cbmm Lungensubstanz enthält also 250 Alveolen. In 1617 cbmm Lungensubstanz sind 404,500000, in 1290 cbmm 322,500000 Alveolen enthalten.

Ich werde jetzt zu meinen eigenen diesbezüglichen Untersuchungen übergehen. Wir werden uns jetzt nur für die Alveolensysteme, für den wirklich respiratorischen Theil der Lunge interessiren, lassen also die auch innerhalb des Lobulus sehr zahlreichen, einfach luftleitenden Bronchiolen, die ganz die schon beschriebenen Verhältnisse darbieten, vollständig bei Seite.

Als Ausgangspunkt nehmen wir einen Bronchiolus direkt am Uebergang vom luftleitenden in das respirirende System.

Dieser Uebergang vollzieht sich bei dem Ochsen ganz plötzlich; mit einem Schlage ist der Bronchiolus dicht mit Alveolen besetzt und nur von respiratorischem Epithel ausgekleidet.

Genau an der Uebergangsstelle geht immer ein Seitenzweig rechtwinkelig zur Seite ab, ebenfalls mit Alveolen besetzt und mit respiratorischem Epithel bedeckt. Wir werden später auf diesen Zweig zurückkommen. Der Hauptast, den wir vorläufig verfolgen wollen, streckt sich ein Stückchen direkt weiter vorwärts, theilt

sich dichotomisch, indem die zwei dadurch gebildeten Aeste einigermaassen gleichmässig ziemlich spitzwinkelig divergiren, um plötzlich in je einer grossen Cavität zu enden, wovon blind endigende, kurze Schläuche ausgehen.

Anders ausgedrückt: Ein Bronchiolus simplex bildet dichotomisch zwei Bronchioli respiratorii, diese dichotomiren; in jedem der so gebildeten Bronchioli respiratorii zweiter Ordnung entsteht eine Cavität, die wir mit Miller Atrium nennen werden, und von hier gehen wieder kurze Schläuche aus, die wir mit demselben Verfasser sacci aërei nennen.

Das Atrium kann von wechselnder Grösse sein, ist bald wohl ausgesprochen und leicht zu sehen, bald findet es sich nur als eine geringe Anschwellung des Bronchiolus, dann weniger in die Augen springend. Jedenfalls glaube ich doch, dass man Miller darin beipflichten muss, dass diese Cavität ein wohl ausgebildetes Element ist, das eine eigene Benennung verdient. Man kann es nämlich, so viel ich sehe, nicht einfach als die Vereinigungs- oder Ursprungsstelle der letzten Zweige, der sacci aërei ansehen. Sieht man doch oft ihre Ursprünge von Wandstrecken einer gewissen Breite von einander geschieden, welche man absolut als dem Atrium als solchem zugehörig ansehen muss.

Etwas anderes ist es, dass das Atrium meiner Meinung nach durch dichotomische Vorgänge und zwar durch zwei aufeinander folgende gebildet worden ist. In Lungen von 80 cm langen Embryonen sieht man nämlich gar nicht solche selbstständige Wandparthien. Diese werden erst später durch ein secundäres Wachsthum gebildet. Ursprünglich wird eigentlich die ganze Wand des Atriums von den in die sacci aërei einführenden Löchern eingenommen.

Die Zahl der sacci aërei giebt Miller als 3 oder mehr für jedes Atrium an, Waters findet beim Menschen 6—8—10.

Meine Erfahrungen lassen sich mit diesen Angaben nicht in Uebereinstimmung bringen. Bei dem 80 cm langen Embryo habe ich eine Menge von Alveolensystemen untersucht und niemals andere Zahlen als 4 sacci aërei von je einem Atrium ausgehend gefunden. Diese 4 entspringen weiter — man erinnere, dass sie in diesem Stadium ganz jung und neugebildet sind — so, dass jeder einen Winkel einer 4seitigen Pyramide bildet. Weiter

schliessen sich ihre Ursprünge je zwei und zwei zusammen. Kurz und gut, alles deutet dahin, dass sie nicht als mehr oder minder zufällige Auswüchse aus der Wand des Atriums entstehen, sondern durch zwei schnell einander folgende in rechtwinkelig sich kreuzenden Planen gestellte Dichotomien gebildet worden sind.

Ist diese Auffassung richtig, dann leuchtet sofort ein, dass man solche Zahlen wie die von Waters und Millers angegebenen 6—8—10 und 3 überhaupt nicht wird finden können. Die Zahl muss nothwendig eine Potenz von 2 sein. Inzwischen habe auch ich in Lungen von erwachsenen Ochsen Atrien gefunden, von denen nur drei sacci aërei auszugehen schienen, oder wo wenigstens der vierte nur ganz schwach angedeutet war. Ich glaube aber, dass dies durch sekundäre Aenderungen bedingt ist, dass immer 4 Luftsäckchen angelegt worden sind, dass aber das eine, wahrscheinlich unter Einfluss schlechter Raumbedingungen, später unterdrückt worden ist. Verschiedene Thatsachen deuten in diese Richtung: Immer findet man einen bedeutenden Unterschied in der Ausbildung der einem gemeinsamen Atrium zugehörigen Luftsäckchen. Einige sind sehr gross, ja sehr oft tief getheilt, andere sind nur ganz klein. Das letzte habe ich zum Beispiel in solchen Fällen gesehen, wo ein Atrium direkt unter der Oberfläche eines Lobulus belegen war. Hier kann man einen saccus aëreus, der bei seinem Wachsthume auf die Oberfläche stösst, ganz klein bleiben sehen, während sein Schwesterzweig, der in den Lobulus hineinwächst, sich kräftig und reichlich ausbildet. Die Raumverhältnisse und die sympodische Verschiebung, die man sich hier wie überall im Bronchialbaume vollziehen denken muss, gelangen sie auch hier nicht zu einer so deutlichen Ausprägung, tragen, glaube ich, die Schuld, wenn man die Luftsäcke in einer Zahl, die keine Potenz von zwei ist, vorfindet.

Dass Waters die grosse Anzahl so gefunden hat, kann selbstverständlich in anderen Verhältnissen der Menschenlunge begründet sein; freilich ist vielleicht wahrscheinlicher, dass er einen getheilten Hohlraum für zwei einzelne genommen habe. Waters hat die Verhältnisse an der Hand einzelner dicker Schnitte des Lungengewebes studirt. Diese Verhältnisse lassen

sich aber nicht durch solche, sondern nur durch Serien von dünnen Schnitten studiren.

Die Luftsäcke entspringen in der Regel aus dem Atrium mittelst verhältnissmässig enger Oeffnungen, erweitern sich danach bedeutend und schliessen mit einem einfachen oder getheilten Fundus ab. Während Miller beim Hunde die sacci ungefähr doppelt so gross wie das Atrium findet, habe ich beim Ochsen das Atrium immer bedeutend grösser als die sacci gefunden.

Die typische Form der Alveolensysteme des Ochsen ist demnach die folgende: 2 Generationen Bronchioli respiratorii, von denen die letzte in ein Atrium ausmündet, woraus wieder 4 sacci aërei ausgehen, alles dieses dicht mit Alveolen besetzt.

Nach Kölliker treten das respiratorische Epithel und die Alveolen erst an einer Seite des Bronchiolus auf und breiten sich dann stufenweise über die weitere Ausdehnung des Bronchialrohres aus.

Ich finde, wie gesagt, beim Ochsen, wo das respiratorische Epithel niemals ausserhalb der Alveolen zu finden ist, diese mit einem Schlage über die ganze Wand verbreitet. Bisweilen sieht man doch, dass ein Bronchiolus an seiner einen Wand dicht mit Alveolen besetzt ist, während die gegenüberliegende Wand in einer gewissen Ausdehnung keinen einzigen Alveolus besitzt und mit dem einfachen kubischen, regelmässigen, den luftleitenden Bronchiolen charakteristischen Epithel ausgekleidet ist. In solchen Fällen wird man aber immer ein grösseres Blutgefäss dicht der Wand des Bronchiolus anliegend und genau in derselben Ausdehnung, wo die Alveolen fehlen, derselben folgend, finden. Sobald das Gefäss sich ein wenig von der Wand entfernt oder sich in Capillaren auflöst, treten die Alveolen am Bronchiolus auf, wo sie bisher noch fehlten, und wo dieser an der Uebergangsstelle von dem luftleitenden in den respirirenden Abschnitt nicht ein solches Gefäss auf sich liegen hat, treten auch immer die Alveolen in einem und demselben Augenblick über die ganze Peripherie des Rohres auf. Ich glaube also, dass ein solches Gefäss einfach das Hervorwachsen der Alveolen auf der entsprechenden Strecke mechanisch verhindert.

Früher wurde schon erwähnt, dass die sympodischen Vor-

gänge sich in den Alveolensystemen besonders schön beobachten liessen.

Am Uebergange des nur luftleitenden in den respiratorischen Abschnitt des Bronchialbaumes sehen wir die grösstmögliche Assymmetrie, alsbald aber sieht man diese sich in eine fast vollkommene Symmetrie, die unter den Luftsäckchen und deren dichotomischen Theilungen herrscht, umwandeln.

Vergleichen wir hiermit die Verhältnisse eines 80 cm langen Embryo, dann sehen wir die zwei Bronchioli respiratorii erster Ordnung fast ganz symmetrisch divergiren; und jedenfalls sind die folgenden wie alle weiteren absolut gleichmässig und symmetrisch.

Gehen wir noch einen Schritt zurück zu dem 60 cm langen Embryo, wo der Uebergang zwischen den zwei Abschnitten schon deutlich ausgeprägt ist, dann ist auch die erste Dichotomie des respiratorischen Systems eine vollkommen symmetrische. Dasselbe ist natürlich auch bei dem 44 cm langen Embryo, die erste Stufe, wo ich Alveolen gefunden habe, der Fall.

Die Sympodie bedingt aber noch weitere Phänomene, die mir von dem grössten Interesse scheinen und die sich am leichtesten in den Alveolensystemen konstatiren lassen.

Wir haben früher einen Bronchiolus respiratorius bis zu der Peripherie verfolgt, haben aber den Ast, den er gleich am Beginne rechtwinkelig abgab, vorläufig ganz bei Seite gelassen.

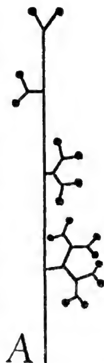
Folgen wir jetzt auch diesem in derselben Weise, dann zeigt sich, dass er sich genau ebenso wie der Schwesterzweig verhält. Er theilt sich in zwei Aeste, die je in ein Atrium, von welchem wie vorher sacci aërei ausstrahlen, übergehen. Nur ist dieser Zweig dem anderen gegenüber ein wenig minder entwickelt. Die Dichotomien folgen sich so schnell, dass die ganze Verästelung in all ihren Componenten kleiner wird; die Anzahl der Generationen aber so wie die Art der einzelnen Theile ist hier wie in dem früher verfolgten Falle.

Schon hier gewahrt man das Gesetz: 2 Schwesterzweige haben denselben anatomischen Bau, und die Anzahl der Theilungen ist in beiden die gleiche. Nur einen quantitativen Unterschied giebt es unter ihnen insoweit, wie der die Fortsetzung des Stammes bildende etwas grösser wird und demnach seine Ver-

zweigungen über ein grösseres Gebiet verbreiten kann als der etwas kleinere, mehr concentrirte Seitenzweig.

Mir leuchtete doch das Gesetz erst dann ein, als ich noch eine andere, grössere Untersuchung gemacht hatte.

Es war auffallend, dass die aus der Achse hervorgehenden Zweige peripherisch immer einfacher wurden. Ich wählte dann einen Bronchiolus aus, verfolgte alle seine Aeste bis zu deren äussersten Enden, merkte mir dabei die Anzahl der Verzweigungen jedes einzelnen und zeichnete allmählig die Resultate in Form des beigefügten Schemas auf. Der älteste Ast beginnt mit einem kurzen, mit einfachem Bronchialepithel bekleideten Stamme. Dieser theilt sich zweimal und mit der zweiten Theilung ist das einfache Epithel verschwunden, die Aeste sind jetzt überall mit Alveolen bedeckt. Wieder Dichotomie, wonach die Bildung der Atrien und Sacci aërei erfolgt. Alle diese Theilungen geschehen den früher beschriebenen Regeln gemäss in verschiedenen Plänen.



Etwas höher hinauf entspringt der nächste Ast. Dieser dichotomirt so schnell, dass eben eine Spur eines ungetheilten Astes überbleibt. Die neu gebildeten Aeste tragen Alveolen. Wieder Dichotomie. Atria. Sacci aërei.

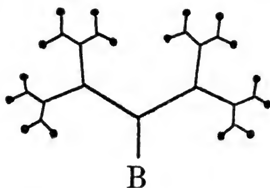
Wieder etwas höher finden wir einen ganz kurzen mit Alveolen bekleideten Ast abgehen; nach Dichotomie bilden sich Atrien.

Jetzt trägt auch die Achse selbst Alveolen. Bald theilt sie sich dichotomisch, und dann treten wieder hier die Atrien und die sacci aërei auf.

Wenn wir jetzt das Schema betrachten, dann wird es sofort auffällig, dass jeder der Seitenäste der Fortsetzung des Stammes mit allen seinen weiteren Verzweigungen homolog ist. Der erste Zweig trägt 8 Atrien, eben dieselbe Zahl wie der Stamm und dessen zwei weitere Aeste. Der zweite Zweig bildet 4 Atrien, ganz wie der Stamm mit dessen letztem Zweig, von welchem jeder 2 Atrien trägt.

Betrachtet man nicht die Zahl der Atrien, sondern die der

Verzweigungen oder das Verhältniss der Alveolen, von welchem Ausgangspunkte immer, wird man zu dem Resultate kommen, dass jedes seitenständige Astgebiet der Fortsetzung des Stammes mit dessen Aesten entspricht.



Wir können jetzt das Schema *B* zeichnen und sehen hier, wie das alles durch dichotomische Theilungen angelegt ist. Das Schema *A* zeigt dem gegenüber, wie die Sympodie die Verhältnisse geändert hat.

Diese Beobachtungsreihe rührt von einem 80 cm langen Ochsenembryo her; später habe ich sie aber in grösserem Maassstabe an den Alveolensystemen des erwachsenen Thieres, sowie am Bronchialbaume jüngerer Embryonen öfter wiederholt, und immer ist das Resultat dasselbe gewesen. Jeder Seitenast trägt halb so viele Atrien wie der vorhergehende, doppelt so viele als der nachfolgende.

Gilt aber dies Gesetz in der ganzen Ausdehnung des Bronchialbaumes? Ist es so der Fall, dann muss z. B. der eparterielle Bronchus des Menschen dem ganzen Reste der beiden Lungen homolog sein und eine eben so grosse Anzahl Atrien wie diese tragen.

Oder haben — so könnte man das Gesetz auch ausdrücken — die Aeste, die unmittelbar die Atrien tragen, überall in der Lunge dieselbe Ordnung, und ist diese Ordnung für jede Art eine bestimmte?

Zuerst habe ich versucht, dieser Frage auf den frühesten embryonalen Stadien näher zu treten. Hier gilt aber, wie man sofort sieht, das Gesetz nicht. Ein Seitenzweig theilt sich nicht so viele Mal wie die Achse, aus der er entspringt. Schon die Betrachtung der von His gegebenen Constructionsbilder zeigt dies unzweideutig, und eine Untersuchung der Anzahl der Verzweigungen des eparteriellen Bronchus und des Stammbronchus von ganz jungen Ochsenembryonen zeigt noch deutlicher, dass die Verhältnisse hier nicht so liegen, wie ich nach dem vorigen erwartet habe. Der Stammbronchus entwickelt und verzweigt sich offenbar mit viel grösserer Schnelligkeit als seine Seitenzweige,

wodurch auch das Verhältniss erklärt wird, das ich mit Rücksicht auf die äussere Form der Lunge constatirt habe, dass nämlich der Querdurchmesser zum Längendurchmesser der Lunge ein grösserer ist, je jünger das untersuchte Embryonalstadium ist.

Dass das Gesetz für die frühesten Embryonalsystadien nicht giltig ist, beweist aber nichts mit Rücksicht auf seine eventuelle Giltigkeit in der voll entwickelten Lunge. Die Seitenäste holen vielleicht später ein, was sie dem voraus geeilten Stammbronchus gegenüber früher verloren haben. Und dies wird in der That durch die jetzt folgende Untersuchung sehr wahrscheinlich gemacht. Ich habe den Stammbronchus einer Schweinelunge, soweit es durch die Scheere möglich war, aufgeschnitten und die Zahl der an dieser Strecke abgehenden Aeste festgestellt. Die weitere Fortsetzung wurde mit dem Microtom in Schnitte quer zur Längenachse zerlegt, dann wurden die hier abgehenden Seitenäste gezählt. In derselben Weise wurde der eparterielle Bronchus behandelt.

Es stellte sich dann sofort heraus, dass in diesem letzteren, der ungefähr halb so lang wie der Stammbronchus war, die Ursprünge der Seitenzweige viel dichter lagen als in diesem, und die gesammte Zahl der abgehenden Seitenäste des luftleitenden Systemes — mit dem Auftreten der Alveolen hörte ich mit dem Zählen auf — war in beiden Fällen dieselbe, nämlich 39.

Ob der luftleitende Abschnitt der Schweinelunge nun immer aus 39 Generationen besteht, kann ich nicht sagen. Es ist mir bisher nicht die nothwendige Zeit gegeben worden, die Frage weiter zu untersuchen; ich hoffe aber binnen nicht zu langer Zeit weitere Aufschlüsse in dieser Hinsicht geben zu können.

Der oben ausgesprochene Gedanke scheint mir jetzt sehr wahrscheinlich zu sein: der obere Lappen entspricht dem ganzen Reste der gesammten Lungensubstanz. Dass er so viel kleiner ist, schliesst dieses nicht aus, indem alle Zweige hier viel kürzer und enger als besonders im untersten Lappen sind.

Unter dieser Voraussetzung und unter der weiteren Voraussetzung, dass das Gesetz nicht nur für das Verhältniss zwischen diesen zwei Zweigen, sondern für alle Zweige des ganzen Bronchialbaumes gilt, was wohl anzunehmen ist, kann man mit absoluter Genauigkeit die Zahl der respiratorischen Systeme berechnen.

Betrachten wir das ganze respiratorische System als eine Bildung für sich, die wir Verzweigung 40ster Ordnung nennen wollen, dann ist die Zahl dieser Systeme in der rechten Lunge des Schweines gleich $2^{40} = 1,099, 511, 627, 776$.

Wie viele Alveolen sich in einem respiratorischen Systeme befinden, vermag ich im Augenblick nicht zu sagen. Sicher ist aber, dass 100 eher eine zu geringe Zahl ist. Wollten wir aber einmal damit rechnen, dann würde sich herausstellen, dass in den beiden Schweinelungen ca. 110 Billionen Alveolen enthalten sind.

Erst nachdem die ganze hier mitgetheilte Arbeit vollendet war, ist mir zufälligerweise die Minot'sche Embryologie in die Hände gekommen, und ich habe da gesehen, dass Minot schon 1892 die sympodische Verschiebung der Bronchialzweige auf dichotomischer Basis gesehen und beschrieben hat.

Wenn ich erst so spät hiervon Kenntniss bekommen habe, dann ist die Ursache die, dass ich nur Monographien und Specialabhandlungen gelesen habe, Handbücher nur, wenn ich sie citirt gesehen habe.

Minot spricht sich über die Frage sehr kurz aus. Ich theile hier seine eigenen Worte und seine ganze Ausführung mit: „The branching occurs in a highly characteristic manner, for the stem always forks, but the forks develop unequally, one (terminal bud) growing more rapidly and becoming practically the continuation of the main stem, while the other (lateral bud) appears as a lateral branch. Speaking in general, it may be said that the ventral fork serves as the stem — it is erroneous to suppose, as did Aeby, that the system of growth is strictly monopodial, it being in reality a modified dichotomous system. The branches all arise by terminal forking, never as outgrowths from the side of a stem. — Aeby — and His seems to accept his wiew — inferred that the right lung contained a bronchus not represented in the left lung. I think, hovewer, that this wiew is untenable and that the right and left first branches are homologous; the difference between the two sides is due to the precocious development on the right side, and to secondary modifications of the arteries“.

Minot's Entdeckung scheint sehr wenig bekannt gewor-

den zu sein. Auch in ganz neuen embryologischen Handbüchern, die ich jetzt nachgeschlagen habe, finde ich sie nicht erwähnt. Die Darstellung des Verzweigungsmodus ruht stets auf den His'schen oder wohl auch auf den Aeby'schen Anschauungen.

Literatur-Verzeichniss.

Aeby: Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1890.

His: Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1887.

Miller: The lobule of the lung and its blood-vessels. Anatomischer Anzeiger. 1892.

Minot: Human Embryology. New-York. 1892.

v. Baer: Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828.

Bischoff: Entwickelungsgeschichte des Hundeeies. Braunschweig 1845.

Remak: Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. 1851.

Kölliker: Mikroskopische Anatomie. Leipzig 1852.

Jalan de la Croix: Die Entwickelung des Lungenepithels und der Einfluss der Athmung auf dasselbe. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 22. 1883.

Kölliker: Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

Waters: The anatomy of the human lung. London-Liverpool 1860.

Küttner: Studien über das Lungenepithel. Virchow's Archiv. 1876.

Mandl: Anatomie microscopique Vol. II. Paris 1848—57.

Stieda: Einiges über den Bau und Entwickelung der Säugethierlungen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. XXX. Supplement. 1878.

Cadiat: Des rapports entre le développement du poumon et sa structure. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1877.

Derselbe, Structure et développement du poumon. Gazette medicale de Paris. 1877.

His: Anatomie menschlicher Embryonen.

Miller: The struction of the lung. Journal of Morphology. 1893.

Soemmering und Reisseissen: Ueber die Struktur, die Verrichtung und den Gebrauch der Lungen. Berlin 1808.

Reisseissen: Ueber den Bau der Lungen. Berlin 1822.

Malpighius: De pulmonibus. Epistolae duae ad Borellum. Opera omnia. Londini 1687.

Bartholinus: De pulmonum substantia et usu. Hafniae 1663.

Willes: De respirationis organis et usu. Opera omnia. Genevae 1680.

Helvetius, Mémoires de l'académie des sciences. Paris 1718.
Haller: Disputationes anatomicae. Gottingae 1750—51.
Derselbe: Elementa physiologica. 1761. Vol. III.
Derselbe: Anfangsgründe der Physiologie des menschlichen Körpers. Berlin 1766.
Soemmering: De corporis humani fabrica. 1800. Vol. VI.
Magendie: Vorlesungen über die physikalischen Erscheinungen des Lebens. Köln 1837.
Home and Bauer: Philosophical Transactions. 1827.
Bazin: Comptes rend. de l'académie royale des sciences. 1836. Vol. II.
Soemmering: Vom Baue des menschlichen Körpers (Huschke). 1841—44.
Rossignol: Recherches sur la structure intime du poumon. Bruxelles 1846.
Schultz: Disquisitiones de structura et lectura canalium aëriferorum Dorpat. 1850.
Milne-Edwards: Leçons de physiologie. T. II. Paris 1857.
Stricker: Handbuch der Lehre von den Geweben.
Henle: Handbuch der Anatomie des Menschen, 2. Aufl. 1873.
Ecker: Icones physiologicae. T. II. 1851—59.

Biologie der Zelle.

I.

Die Zellenvermehrung durch Theilung.

Von

Dr. med. **P. Poljakoff,**
Prosektor am anatomischen Institut zu St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXVIII und XXIX.

Vorliegende Untersuchung ist Sommer 1894 in dem histiologischen Laboratorium des Herrn Professor Th. Zawarykin ausgeführt.

Nach der von mir in einzelnen Punkten modificirten Ziegler-schen Methode (cf. meine Inauguraldissertation 196 [1]) wurden paarweise zusammengeklebte Deckgläschen in das Unterhautzellgewebe oder die Bauchhöhle von Meerschweinchen eingeführt und daselbst für verschieden lange Zeiträume, von $^1/_2$ bis 15 Tagen, belassen. Hierauf wurden die Deckgläschen mit den nunmehr auf ihnen befindlichen lebenden Präparaten genügend fixirt und sorgfältig gefärbt. Das Verfahren ist in der genannten Dissertation genau angegeben. Das Ziel meiner Untersuchung war, durch ein sorgfältiges Studium der Zellvermehrungsvorgänge einheitliche Gesichtspunkte für die Beurtheilung der dabei auftretenden Erscheinungen zu gewinnen und, wo möglich, einen Theil der zahlreichen hier noch fraglich gebliebenen Dinge aufzuklären.

A. Einfache Zelltheilung. Riesenzellen und deren Metamorphosen.

Auf Grund meiner Untersuchungen über die Vermehrungsprocesse der beweglichen Zellen des lockeren Bindegewebes sowie der weissen Blutkörperchen, ebenso auch über die Bildung der

1) Die beim Namen der Autoren angeführten Ziffern entsprechen den im Literaturanzeiger nummerirten citirten Quellen.

Riesenzellen, bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass den Nucleolen bei diesen Vorgängen eine hervorragende Rolle zukommt.

Das typische Kernkörperchen ist gewöhnlich kugelförmig, besteht aus zwei Substanzen, welche derartig vertheilt sind, dass der centrale Theil des Kernkörperchens mit einer durchsichtigen, glänzenden homogenen Substanz (*lg*) angefüllt ist, welche durch Tinktionsmittel nicht gefärbt wird, während der periphere Theil (*lchg*), welcher gleichfalls eine durchsichtige homogene Substanz darstellt, sehr energische Färbung erleidet, besonders bei Anwendung alkalischer Lösungen der Tinktionsmittel. Unter gewissen Bedingungen wird innerhalb der centralen homogenen Substanz des Kernkörperchens ein äusserst kleines stark gefärbtes Körperchen (*nll*) beobachtet (Fig. 1*a*, 2).

Die ersten bei den heutigen Untersuchungsmitteln bemerkbaren Anzeichen der Theilung des Kernkörperchens bestehen darin, dass der centrale Theil desselben sich zu vergrössern beginnt, gleichsam aufzuquellen (Fig. 1*b*); gleichzeitig vertheilt sich der periphere Theil, welcher den centralen in mehr oder minder gleichmässiger Schicht umgeben hatte, in zwei Partien, die sich in ihrer Hauptmasse an zwei diametral entgegengesetzten Punkten der Oberfläche des centralen Theiles ansammeln und denselben in Gestalt zweier halbmondförmiger Kappen bedecken; in Folge dessen ändert sich die ursprüngliche kugelförmige Gestalt des Kernkörperchens zu einer ellipsoiden. Im weiteren Verlaufe fährt der centrale Theil des Kernkörperchens fort sich zu vergrössern, wobei sich die halbmondförmigen Kappen desselben immer mehr von einander entfernen, da das weitere Anwachsen der Masse des centralen Theiles nur in der Richtung der Längsachse des Ellipsoids vor sich geht, welche letztere die Centra der beiden Halbmonde verbindet. In diesem Stadium hat das Kernkörperchen die Form eines länglichen Körpers, Ellipsoids, dessen Längsachse an den Polen von halbmondförmigen Segmenten der lebhaft gefärbten peripheren Substanz bedeckt ist (Fig. 1c, 3); hierbei berühren die stark in die Länge gezogenen Ränder der beiden Halbmonde einander kaum, oder sie sind auch vollständig von einander isolirt. Hierauf verlängert sich das ellipsoide Kernkörperchen immer mehr, bis der Moment eintritt, wo sich die nunmehr sehr feinen Ränder der convex-concaven Segmente

schliessen und je einen Theil der nichttinktionsfähigen Substanz in ihrem concaven Ausschnitt aufnehmen (Fig. 1 *d, e*, 4). Wir haben nunmehr zwei Tochternucleolen vor uns, welche durch eine nichttinktionsfähige, achromatische Substanz mit einander verbunden sind.

Nun wachsen die Tochternucleolen bis zu der Grösse des typischen Kernkörperchens an; die sie verbindende achromatische Substanz aber verliert die ellipsoide Form und wird zu einem Bande mit parallelen Rändern. Die in dem vorhergehenden Theilungsstadium beobachtete ellipsoide Gestalt der centralen achromatischen Substanz scheint mir zum Theil dadurch bedingt, dass diese letztere eine Zeit lang durch die tingirten Theile der Tochternucleolen eingeschnürt war, — als sich die feinen Ränder derselben schlossen, um ein Theilchen der nichttinktionsfähigen Substanz in sich aufzunehmen. Es haben sich, wie gesagt, die Tochternucleolen bereits formirt, und nun verwandelt sich schliesslich die dieselben vereinigende nichttinktionsfähige Substanz aus einem strukturlosen Bande zu einem Bündel feinster Fibrillen. Hiermit ist die Theilung des Kernkörperchens abgeschlossen (Figg. 1 *e*, 5, 6).

Nun haben wir zwei ausgebildete Nucleolen vor uns, welche sich folgendermaassen verhalten. Die kugelförmigen centralen nichttinktionsfähigen Theile der Nucleolen sind mit einander durch ein Bündel sehr zarter Fibrillen, welche aus der nichttinktionsfähigen Substanz, dem Linin, stammt, verbunden und von der tingirten Substanz umhüllt, welche die Form einer hohlen Kugel hat. Ich halte die nichtgefärbte Innensubstanz der Tochternucleolen und die nichtgefärbte Substanz des dieselben verbindenden Fibrillenbündels nicht für identisch. Die Substanz des Fibrillenbündels ist das Linin von Frank Schwarz, die nichttinktionsfähige Substanz der Nucleolen hingegen stellt eine besondere Substanz dar, welche ich einstweilen als „lininogene Substanz“ (*lg*) des Nucleolus bezeichne, insofern dieselbe physiologisch das Linin, die achromatische Kernsubstanz, bildet.

Bei weiterer Beobachtung des Verhaltens der Tochternucleolen wird ersichtlich, dass eine der physiologischen Funktionen der tingirten Substanz der Nucleolen in der Bildung der tinktionsfähigen Kernsubstanz (des Chromatin, Nuclein) besteht. Während die lininogene Innensubstanz der Nucleolen einen Theil des Bündels

von Lininfibrillen producirt, indem sie ihn in Gestalt eines Fortsatzes aussendet, umhüllt die tinktionsfähige Aussensubstanz des Nucleolus, welche ich als chromatogene Substanz bezeichne, diesen Fortsatz sogleich mit ihrem Chromatin, in Folge dessen jede Lininfaser von einer Chromatinhülle umgeben erscheint. Wie weit sich auch die nach der Theilung des Nucleolen entstandenen Tochternucleolen von einander entfernt haben mögen, bleiben sie doch stets durch einen Lininfaden mit einander verbunden. Die neugebildeten Linin- und Chromatinmassen sind in natürlicher Gruppirung um das Kernkörperchen gelagert, welches sie erzeugt hat; von diesem empfangen sie nun die nutritiven und funktionellen Impulse (Fig. 5—7). Somit bildet jedes Kernkörperchen mit der dasselbe umgebenden Chromatin- und Lininmasse eine anatomisch und physiologisch gesondert dastehende Sphäre bereits zu einer Zeit, wo nicht nur eine wahrnehmbare Theilung des Mutterkerns noch nicht stattgefunden hat, sondern wo der Kern noch nicht einmal die ersten Anzeichen der gewöhnlichen sog. direkten Theilung, die beginnende Einschnürung, erkennen lässt. Die Einschnürung des Kerns ist die Folge der vorhergegangenen anatomischen und physiologischen Abgrenzung der Gebiete des Mutterkerns (Fig. 8, 9).

Es giebt noch eine andere, etwas complicirtere Art der Theilung des Kernkörperchens. Unter gewissen Bedingungen, auf welche wir zurückkommen werden, theilt sich das Kernkörperchen zuvörderst in zwei Körperchen, deren eines ausschliesslich aus lininogener Substanz besteht, während (Fig. 10) das andere, wie wir es bei dem gewöhnlichen Kernkörperchen gesehen haben, sowohl chromatogene als auch in dieser Letzteren eingeschlossene lininogene Substanz aufweist. Die beiden Tochterkörperchen sind in dieser Structur wie in ihren physiologischen Funktionen durchaus verschieden. Während die Structur des einen Tochterkörperchens keine Abweichung von der Structur eines gewöhnlichen Kernkörperchens aufweist und es sich auch physiologisch als ein solches bethätigt, ist die Structur des andern Körperchens der des Mutterkörpers in jeder Hinsicht unähnlich.

Vor Allem wird dieses Körperchen gar nicht oder nur äusserst schwach durch die Tinktionsmittel gefärbt, welche das andere Körperchen von der gleichen Abstammung gut tingiren. Nur in vereinzelten Fällen kann man im Centrum des zweiten

Körperchens einen scharf tingirten Punkt erkennen, welcher der Färbung nach der chromatogenen Substanz des Kernkörperchens gleicht. In Anbetracht dessen, dass im centralen Theil der lininogenen Substanz des Kernkörperchens stets ein äusserst kleines Körperchen gelegen ist, welches ebenso intensiv tingirt wird, wie die chromatogene Substanz des Kernkörperchens, wäre die Annahme zulässig, dass das lininogene Körperchen einfach von dem Kernkörperchen ausgeschieden wird, wobei in dasselbe ein Theil der lininogenen Substanz des Kernkörperchens sowie das im Centrum des Letzteren gelegene äusserst kleine tinktionsfähige Körperchen übergehe. Eine derartige Annahme würde jedoch dem Thatbestande nicht entsprechen. Es stellt sich nämlich heraus, dass das centrale äusserst kleine tinktionsfähige Körperchen nicht in toto aus dem Mutter-Kernkörperchen in das lininogene Körperchen ausgeschieden wird, sondern vielmehr, dass sich in der lininogenen Substanz des ersten Kernkörperchens auch ein solches kleines tinktionsfähiges Körperchen befindet. Hieraus folgt, dass sich das centrale kleine tinktionsfähige Körperchen im Mutter-Kernkörperchen zuvörderst theilt, worauf eines dieser Körperchen in der lininogenen Substanz des ersten Kernkörperchens verbleibt, während das andere ausgeschieden wird und in dem centralen Theil des zweiten lininogenen Körperchens seinen Platz findet. Bei weiterer Beobachtung stellt es sich heraus, dass die beiden Tochterkörperchen, von denen das eine ein typisches Kernkörperchen darstellt, das andere das reine lininogene Körperchen bildet (Fig. 10*d*), sowohl unmittelbar nach ihrer Formirung als auch im Laufe ihrer weiteren Entwicklung vermittelst eines Bündels feinster achromatischer Fibrillen mit einander verbunden bleiben, so weit sie sich auch von einander entfernen mögen; mit ihrem weiteren Auseinanderrücken wächst auch die Länge der sie verbindenden Fibrillen.

Der typische (erste) Tochternucleolus kann sich seinerseits theilen, Tochter-, Enkel- und weitere Generationen geben, indem er im Kern verbleibt; jedoch ist hierbei jedes Glied dieser Generation mit dem lininogenen Körperchen stets (Fig. 11) durch achromatische Fibrillen verbunden, welche durch Zerfaserung des Fibrillenbündels entstehen, das anfänglich zur Verbindung der beiden ersten Theilkörperchen gedient hatte.

Das zweite (lininogene) Körperchen, welches ich ungeachtet

seines (übrigens minimalen) Gehaltes an chromatogener Substanz so nenne, weil unter normalen Verhältnissen seine gesammte fernere Thätigkeit hauptsächlich in der Lininproduktion besteht und sich die chromatogene Substanz nur in äusserst seltenen, abnormen Fällen betheiligt, kann im Kern existiren, wird aber bisweilen auch ausserhalb der Kernmembran, im Protoplasma angetroffen. Doch bleibt es auch im letzteren Falle mit dem Kernkörperchen oder den Gliedern seiner Generation verbunden. Schon diese Facta lassen darauf schliessen, dass das lininogene Körperchen die Fähigkeit besitzt den Ort zu wechseln. Ist das lininogene Körperchen im Protoplasma gelagert, so befindet es sich stets in nächster Nähe des Kerns. In diesem Stadium weist es die Eigenheit auf, dass sein meist kugelförmiger, stark lichtbrechender Körper von einer Zone feinster Fibrillen umgürtet wird, welche radienförmig von ihm ausgehen und ihn ähnlich einem Heiligenscheine umgeben (Fig. 11.). Nach der lichtbrechenden Fähigkeit und dem Verhalten der den Heiligenschein bildenden Fibrillen gegenüber Tinktionsmitteln zu urtheilen, ist die Substanz dieser Fibrillen derjenigen des Körperchens selbst gleichartig, d. h. dieselben bestehen aus achromatischer Substanz. Die Entstehung der Fibrillen, welche die strahlenförmige Figur bilden, kann nicht anders erklärt werden als dadurch, dass das lininogene Körperchen dieselben in erster Linie zur Bewerkstelligung eines Ortswechsels aussendet. Die in der Richtung der beabsichtigten Bewegung ausgesandten feinsten Lininfibrillen fixiren sich an dem ersten besten Fäserchen des faserigen Kerngerüstes, contrahiren sich Dank der ihrer Substanz eigenen Fähigkeit, und ziehen so das ganze lininogene Körperchen nach sich. Indem sich das lininogene Körperchen auf solche Weise innerhalb des Kerns fortbewegt, kann es auch durch die Membran durchdringen und im Protoplasma erscheinen. Die Erscheinungen, welche das Austreten des lininogenen Körperchens aus dem Kern ins Protoplasma begleiten, weisen darauf hin, dass die Kernmembran vor dem durch sie durchgehenden Körperchen gleichsam auseinanderweicht, indem sie zuerst höckerförmig aufgetrieben wird und sich hierauf, nach geschehenem Durchgange, wieder schliesst. In anderen Fällen lässt sich die Kernmembran an der Berührungsstelle des Kerns und des lininogenen Körperchens unter den genannten Verhältnissen auf keine Weise erkennen; so dass man

in diesen Fällen an eine Auflösung der Kernmembran denken kann.

Die strahlenförmige Figur, welche das lininogene Körperchen umgiebt, dient nicht nur zur Fortbewegung desselben, sondern auch zur Sicherung einer besseren Fixirung des Körperchens an der auserwählten Stelle des Kerns oder des Protoplasma. Wie die Beobachtung lehrt, übt das lininogene Körperchen auf seinen Theilungsgenossen oder dessen Nachkommenschaft vermittelst der achromatischen Fibrillen eine Anziehung aus. Somit muss das lininogene Körperchen selbst einen mehr oder weniger festen Stützpunkt im Protoplasma gewinnen. Indem die strahlenförmige Figur, welche aus einer Menge radienförmiger Lininfibrillen besteht, diese Bestimmung erfüllt, ist sie mit allen ihren Fibrillen an dem Fadenwerk des Protoplasmagerüstes befestigt. Diese Verbindung der strahlenförmigen Figur mit dem Fadenwerk des Protoplasmagerüstes ist in manchen Fällen so innig und unvermittelt, dass es unmöglich ist die Grenze zu bestimmen, wo die Fibrillen des lininogenen Körperchens aufhören und wo die Fäden des netzartigen Protoplasmagerüstes anfangen.

Die von dem lininogenen Körperchen auf das erste Kernkörperchen oder, was noch deutlicher zu sehen ist, auf die Nachkommenschaft desselben, nach geschehener Theilung, ausgeübte Anziehung findet ihren Ausdruck darin, dass der Kern entsprechend der Lage des Kernkörperchens seine Form ändert. Der ursprünglich kugelförmige oder ellipsoide Zellkern ändert seine Gestalt nach dem Austritte des lininogenen Körperchens und der Theilung des Kernkörperchens in Tochter-, Enkel- u. s. w. Gebilde in der Weise, dass jedes Kernkörperchen mit dem ihm zugehörigen Theil des Kerns ohne scharfe Abgrenzung, in Form eines Fortsatzes oder Lappens eine dem lininogenen Körperchen, mit welchem es durch eine achromatische Fibrille verbunden ist, möglichst nahe gelegene Stelle einnimmt. In Folge dessen treten vielgelappte, halbmondförmige, ringförmige u. a. Kerne auf (Fig. 17, 18). Die Kernportionen scheinen ihr lininogenes Körperchen gleichsam umfangen zu wollen, welches aus dem gleichen Grunde meist in den Einbuchtungen der vielgelappten, halbmondförmigen Kerne gelagert ist. Bei ringförmiger Gestalt des Kerns, welcher strenggenommen schon aus mehreren noch nicht getrennten Tochterkernen besteht, nimmt das lininogene Körperchen meist

eine centrale Lage ein. Zu der Zeit, wo zwei Tochternucleolen auseinandergerückt und die um dieselben herum entstandenen Tochterkerne bereits formirt sind und sich von einander entfernt haben, kann man beobachten (Fig. 19, 20), dass das lininogene Körperchen, welches durch Fibrillen mit den Nucleolen beider Tochterkerne verbunden ist, im Protoplasma eine Mittellage zwischen den Letzteren einnimmt. Wenn schliesslich die Theilung des Protoplasmas einer solchen Zelle eintritt, kann man in seltenen Fällen in einem gewissen Moment dieses Vorganges zwischen zwei fast vollständig von einander getrennten Protoplasmamassen ein dieselben verbindendes Fibrillenbündel sehen, in dessen Mitte das lininogene Körperchen mit seinem intensiv gefärbten centralen Theile chromatogener Substanz gelagert ist, welche letztere unter diesen Umständen besonders leicht bemerkbar wird.

Vieles weist darauf hin, dass es nicht allein die mechanische Attraktion der Nucleolen ist, welche das aus dem Kern ausgetretene lininogene Körperchen leistet, es spielt auch bei der Ernährung der mit ihm verbundenen Nucleolen eine Rolle. Die Theilung des Kernkörperchens beginnt, wie wir gesehen haben, damit, dass zuvörderst die central gelegene lininogene Substanz desselben in ihrer Masse zunimmt, gleichsam aufquillt, und dass hierbei neues Linin producirt wird; hierauf erst tritt Theilung der chromatogenen Substanz unter Zunahme ihrer Masse ein. Dieser Umstand weist darauf hin, dass der lininogenen Substanz die Hauptrolle bei der Theilung des Kernkörperchens zukommt. Das in der Folge stattfindende Anwachsen der Masse der Tochternucleolen geschieht vorzugsweise auf Kosten der an Masse zunehmenden lininogenen Substanz und zwar zu einer Zeit, wo die chromatogene Substanz Chromatin für den Tochterkern zu produciren beginnt, dabei aber selbst an Volumen wenig zunimmt. Es ist anscheinend in dem Falle genügend Nährmaterial vorhanden und wird dieses so zu sagen rechtzeitig geliefert, wenn sich im Kern das Kernkörperchen nur in zwei Tochternucleolen theilt. Fast in allen Fällen dagegen, wo eine zahlreiche Generation von Nucleolen auftritt, sondert der Mutternucleolus das besondere lininogene Körperchen aus, welches bald im Kern selbst bleibt, bald theilweise oder auch ganz in das Protoplasma austritt, wobei es, wie wir sahen, mit dem Theil-Kernkörperchen oder der Nachkommenschaft desselben in Verbindung bleibt. Es

macht den Eindruck, als ob in solchen Fällen besondere Vorkehrungen für die bei der weiteren Theilung erforderliche intensivere Ernährung getroffen würden. Es erleidet die lininogene Substanz des Nucleolen vor der Theilung desselben gleichsam eine Spaltung, indem er ein anderes selbstständiges Körperchen aussendet, welches mit ihm durch eine Art von säfteführender Bahn, einem Fibrillenbündel, verbunden ist, das seinerseits als einfacher Fortsatz der Substanz des Körperchens erscheint. Das lininogene Körperchen selbst nun vergrössert zur Verstärkung der Resorptionsfähigkeit seine resorbirende Berührungsfläche mit dem umgebenden Medium, aus welchem es die Nährstoffe schöpft, um das Vielfache, indem es eine Menge feinster Fortsätze aussendet. Wenn das lininogene Körperchen Nährstoffe aufgenommen und verarbeitet hat, lässt es diese Stoffe in nunmehr fertiger Form dem Nucleolus durch Vermittlung der aus lininogenen Fibrillen bestehenden Brücke zugehen. In den Fällen, wo die nutritive Thätigkeit eines lininogenen Körperchens aus irgend welchen Gründen den Anforderungen nicht genügt, unterliegt es selbst einer Theilung, wodurch selbstverständlich die resorbirende Fläche vergrössert wird (Fig. 13).

Die Theilung des lininogenen Körperchens beginnt scheinbar mit der Theilung des central gelegenen feinsten Körnchens aus chromatogener Substanz, denn es lässt sich unter günstigen Umständen in jedem einzelnen lininogenen Tochterkörperchen ein solches Körnchen nachweisen. Hierauf theilt sich die lininogene Substanz selbst. Jedes der auseinandergehenden Tochterkörperchen wird nun, wie früher das Mutterkörperchen, von einer strahlenförmigen Figur umkleidet. Unter einander sind dieselben ebenfalls durch ein Bündel achromatischer Fibrillen verbunden. Die Fibrillenbündel, welche früher jedes Kernkörperchen mit dem lininogenen Mutterkörperchen verbanden, werden nach der Theilung des Letzteren der Länge nach gespalten, so dass jeder Nucleolus mit jedem der lininogenen Tochterkörperchen verbunden ist, — ein Umstand, der für die Ernährung der Letzteren von grosser Bedeutung sein muss. Der Lininfaden ist in seiner Structur nicht immer homogen, sondern kann auch fasernetzartig erscheinen. Der junge, neugebildete Faden besteht aus einer zähen, elastischen Substanz; doch wechselt er mit der Zeit seine homogene Structur zu einer fasernetzartigen um. Dieses geschieht

wohl aus physiologischen, vielleicht auch aus anderen Gründen. Die Lininfäden sind, wie ich meine, in erster Linie die Ernährungsbahnen des Kerns und des Nucleolus par excellence und spielen vielleicht zugleich auch die Rolle einer reizleitenden Vorrichtung. Der ausgesonderte Lininfaden dient Anfangs in compakter Form als Leitungsbahn der Nährstoffe; später aber wird er bei zunehmender Stärke des Stromes von Nährstoffen fasernetzartig — wohl zum Zweck erleichterter Cirkulation der Nährstoffe. Es bilden sich hierbei im Lininfaden Reihen von unregelmässig geformten unter einander verbundenen Höhlen, wodurch der Faden geeignet wird, die Nährstoffe leicht durchzulassen. Bei solcher Auffassung der Funktion der Lininfäden erscheint das strahlenförmige Gebilde um das lininogene Körperchen nicht nur als mechanischer Apparat, sondern dient auch zur Ernährung der Nucleolen des in Theilung begriffenen Kerns.

Sobald sich die Tochterkerne formirt haben, also die nutritive Rolle des lininogenen Körperchens abgeschlossen ist, verschwindet die dasselbe umgebende strahlenförmige Figur, indem die Lininfäden von dem Körperchen wieder eingezogen werden. Das Körperchen selbst wird aus dem Protoplasma in die nächste Nähe der Tochterkerne gezogen und theilt sich gleichfalls, sobald diese Letzteren auseinandergetreten sind. Schliesslich tritt jedes lininogene Körperchen in den entsprechenden Kern ein und vereinigt sich mit dem Kernkörperchen, mit welchem es vermittelst der achromatischen Fibrille verbunden war.

Bei Zweitheilung befinden sich die beiden neugebildeten Tochterkerne Anfangs in dem gemeinsamen Protoplasma der Mutterzelle, welche sich in der Folge durch einfache Einschnürung, entsprechend dem Zwischenraum zwischen den Kernen, theilt. Dieses ist der Verlauf bei der gewöhnlichen Vermehrung der Zellen durch Theilung (amitotische, direkte Theilung).

Nach der Theilung des Nucleolus in zwei Tochternucleolen tritt aber nicht immer Theilung des gesammten Kerns ein: in vielen Fällen theilen sich die neugebildeten Tochternucleolen ihrerseits weiter und kann diese Theilung in e i n e m Kern mehrfach stattfinden, sodass derselbe schliesslich eine mehr oder minder bedeutende Anzahl von Nucleolen aufweist. Im weiteren Verlaufe des Lebens eines solchen Zellkerns kann um jeden einzelnen Nucleolus herum Neubildung der Kernsubstanzen (Chromatin,

Linin) vor sich gehen, und theilen sich schliesslich solche neugebildete Kerne allmählich vom Mutterkern ab. Die Reifung und Abtrennung der neugebildeten Kerne vom Mutterkern kann gleichzeitig oder auch zu verschiedenen Zeiten geschehen. In solchen Fällen bietet der Zellkern das Aussehen, als sende er von seiner Oberfläche eine oder mehrere „Sprossen" aus. In Wirklichkeit ist unter diesem anscheinenden „Sprossungsvorgange" ein äusserst feiner Kerntheilungsprocess mit vorhergehender Theilung seines Kernkörperchens verborgen (Fig. 16—18). Die Nucleolentheilung geht stets mit entsprechendem Anwachsen der Lininmenge einher. Ob nun die neugebildeten Nucleolen innerhalb des Mutterkerns liegen, oder ob sie bereits einen integrirenden Bestandtheil der neugebildeten Tochterkerne darstellen, stets sind sie durch einen Lininfaden mit einander verbunden. In einem polynucleolären Zellkern verbindet der Lininfaden die einzelnen Nucleolen mit einander, wie weit diese Letzteren auch von einander entfernt sein mögen. In der polynucleären Zelle lässt sich gleichfalls der stark lichtbrechende, gewundene Lininfaden verfolgen, welcher die einzelnen Kerne mit einander verbindet. Der Lininfaden erleidet keine Unterbrechung, indem er an den Kern herantritt, sondern tritt in denselben ein und zieht zum Kernkörperchen. Enthält der Kern mehrere Nucleolen, so verbindet der Lininfaden sämmtliche Nucleolen der Reihe nach mit einander, indem er sie einschliesst; er tritt aus dem einen Kern aus, durchzieht das Protoplasma, tritt an einen andern Kern heran, in welchem er sich zum Nucleolus oder den Nucleolen ebenso verhält, wie im ersteren Kern. Ja, der Lininfaden verbindet sehr oft auch dann noch die Tochterkerne, wenn dieselben bereits bis auf eine gewisse Distanz auseinandergerückt sind.

Unmittelbar nach erfolgter Theilung entfalten die Nucleolen eine intensive Thätigkeit, welche sich zuvörderst in der Ansammlung sämmtlicher Substanzen bekundet, aus welchen der Kern besteht; ebenso üben sie einen Einfluss auf die Zunahme der Protoplasmamasse der Zelle aus (Fig. 5—8, 16—18). Die schöpferische, plastische Thätigkeit der Nucleolen tritt besonders deutlich an den Tag, wenn die in der Theilung begriffene Zelle alt ist, nur geringen Vorrath an Kernsubstanzen besitzt, das Kernkörperchen aber zahlreiche Tochternucleolen producirt. In solchen Zellen beginnen sich um jeden Tochternucleolen herum Kernsubstanzen

anzusammeln, welche ihn von allen Seiten gleichmässig umgeben. In den mit einer Pikrokarminlösung tingirten Präparaten weisen solche Nucleolen gesättigte kirschrothe Färbung auf, während die umgebenden neugebildeten Kernsubstanzen rosa gefärbt erscheinen. Diese in Neubildung begriffenen Tochterkerne wachsen im Mutterkern und haben dem alten Kern nur den Nucleolus entlehnt, welchem sie entstammen. Indem sie sich nun im Mutterkern weiter entwickeln, sammeln sie allmählich neue Kernsubstanzen um sich an, welche sich durch ihre zarte Structur von den Substanzen des Mutterkerns scharf unterscheiden lassen. Sobald sie bedeutendere Dimensionen erreicht haben, schwindet die Kernmembran des Mutterkerns, und die Tochterkerne treten in das Zellprotoplasma ein oder selbst aus demselben heraus. Doch bleiben sie im Laufe der ganzen Entwicklungsperiode wie auch im letztgenannten Moment vermittelst des Lininfadens mit einander verknüpft, welcher seiner Zeit die Tochternucleolen mit einander verbunden hatte. Wenn sich um die Pyreninkörnchen eine genügende Menge von Kernsubstanzen angesammelt und sich ein junger Kern von gewisser Grösse gebildet hat, beginnt ausserhalb desselben das junge Protoplasma anzuwachsen. Diese Processe der Neubildung von Kernsubstanzen und Protoplasma spielen sich ab, ob nun dabei der Tochternucleolus im Kern der Mutterzelle, im Protoplasma oder ausserhalb desselben gelagert ist.

Der vorstehend geschilderte Vorgang der Zellvermehrung durch Theilung der Nucleolen mit nachfolgender Kerntheilung bietet in vielen Fällen interessante Bilder in Neubildung begriffener Zellen. Geht die Theilung in einer reifen Zelle mit bedeutender Protoplasmamasse vor sich, so bietet die in der Theilung begriffene Zelle in einem gewissen Stadium das Aussehen einer grossen Zelle, welche mehrere kugelförmige Zellen in sich aufgenommen hat. Dieses ist der Fall, wenn die Tochternucleolen nicht nur von neugebildeten Kernsubstanzen, sondern von aussen auch von einer Protoplasmaschicht umgeben sind (Fig. 22).

Befindet sich eine unbewegliche Zelle in solchen Verhältnissen, dass ihr aus dem Blut reichliches Nährmaterial zugeführt wird, der Verbrauch desselben aber ein geringer ist, so wächst sie zu gigantischen Dimensionen an, indem sie eine bedeutende Protoplasmamenge ansammelt; die Nucleolen des Kerns bilden

durch Theilung zahlreiche Kerne im Zellprotoplasma, doch tritt längere Zeit keine endgiltige Bildung von Tochterzellen ein. So entsteht nun eine Riesenzelle mit sehr bedeutender Protoplasmamenge, in welcher zahlreiche Kerne mit sehr grossem Chromatingehalt und mehreren Kernkörperchen gelagert sind (Fig. 23). Doch sind dem Wuchse solcher Zellen, besonders aber der Vermehrung ihrer Kerne durch Nucleolentheilung gewisse Schranken gezogen. Die Anfangs aufgehaltene Neubildung einzelner selbstständiger Zellen aus einer Mutterzelle gelangt im ferneren Verlaufe zu gebührender Entwicklung. Die hierbei eintretende Modification der polynucleären Riesenzelle gelangt vor Allem darin zum Ausdruck, dass um jeden Kern herum Neubildung von Protoplasma eintritt, welches durch seine zarte Structur von der allgemeinen Protoplasmamasse optisch scharf unterschieden wird (Fig. 24). Das um jeden Kern herum anwachsende Protoplasma theilt die allgemeine Masse des Protoplasma der Riesenzelle in eine entsprechende Zahl von Zellräumen, deren jeder eine junge Zelle enthält. Die differencirten jungen Zellen werden nun frei, indem sie die Wandung der Zellräume, welche aus der zu dieser Zeit absterbenden, der Atrophie verfallenden allgemeinen Protoplasmamasse besteht, durch den Druck ihres anwachsenden Protoplasma zerstören (Fig. 25). Die Bildung junger mononucleärer freier Zellen aus der polynucleären Riesenzelle geht gewöhnlich allmählich, von der Peripherie dieser Letzteren aus, vor sich. Anfangs werden die randständigen Kerne mit ihrem Special-Protoplasma versehen und werden frei, indem sie die Aussenwand ihres Zellraumes zerstören; später geschieht das Gleiche mit den Kernen, welche tiefer in der Mutterzelle gelagert sind. In Folge dieser Vorgänge ändert die Riesenzelle allmählich ihren äusseren Habitus. Die früher ebenen Ränder derselben erscheinen in der Schnittfläche festonnirt, gleichsam corrodirt. Bisweilen kann man in diesen Excavationen des Zellrandes noch die jungen Zellen sehen, welche hier ihre Entwicklung begonnen haben. In solchen Fällen kann man diese jungen Zellen — wie dieses auch oft geschieht — als zufällig anwesende fremde Zellen ansprechen, ja sogar für solche halten, welche als Phagocyten hinzugetreten sind, um sich auf Kosten der Riesenzelle zu ernähren und dieses nutzlose, dem Organismus sogar Schaden bringende Gebilde zu corrodiren, zu vernichten.

Zu der Zeit, wo der Process der Bildung einer Gruppe von mononucleären jungen Zellen an Stelle der Riesenzelle zum Abschluss gelangt, ballt sich das Protoplasma der Riesenzelle zusammen und bildet ein Fasergewebe mit kleinmaschigem Netzwerk (Fig. 26, 27). In den Fasern dieses Netzwerkes sind auch Lininfäden gelagert, welche, wie aus Vorstehendem bereits bekannt ist, die einzelnen Kerne in den polynucleären Zellen mit einander verbinden. In den Maschen dieses neugebildeten Netzwerkes können noch neugebildete mononucleäre kugelförmige Zellen angetroffen werden, welche sich in diesen Maschen selbst entwickelt haben. Mehrere solche Zellen, welche nahe zusammen gelagert sind, können die sie von einander abtheilenden Protoplasmawandungen der Maschen zerstören, in Folge dessen grössere Maschen entstehen, welche je mehrere junge mononucleäre kugelförmige Zellen enthalten. Diese jungen Zellen können sich nun ihrerseits theilen und die von ihnen eingenommenen Maschen des Netzwerkes mit ihrer Nachkommenschaft anfüllen. Auf diese Weise illustriren die Schicksale solcher Riesenzellen deutlich den Vorgang, durch welchen die junge mononucleäre kugelförmige Zelle allmählich in ein ganzes Gewebe, welches der Structur nach im Allgemeinen an das adenoïde, reticuläre Gewebe (Fig. 27) erinnert, verwandelt wird, und zwar, sobald sie in hierfür günstige Verhältnisse gelangt.

Die vorstehend geschilderte Veränderung der Bindegewebszelle zu einer Riesenzelle sowie die Verwandlung dieser Letzteren in eine Menge von Zellen, welche der ursprünglichen Zelle gleichen, aus welcher sie hervorgegangen sind, kann man nicht nur in der künstlich hergestellten Glaskammer beobachten, sondern auch unmittelbar am lebenden Organismus. Nimmt man zur Untersuchung das Netz eines andauernder Inanition unterworfenen und hierauf reichlich gemästeten Thieres, so kann man sehen, dass sich die atrophischen früheren Fettzellen intensiv durch Theilung vermehren; hierbei entsteht, genau wie oben beschrieben, aus einer kugelförmigen mononucleären Zelle zuerst eine polynucleäre Riesenzelle, in welcher sich später junge mononucleäre kugelförmige Zellen bilden, welche dann die Mutterzelle verlassen, um in den Dienst des Organismus zu treten.

Indem ich die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen morphologischen Bestandtheile des Kerns in verschiedenen Lebens-

lagen dieses Letzteren verfolgte, kam ich zu der Ueberzeugung, dass das Kernkörperchen die Rolle eines nutritiven oder, wie man es gewöhnlich bezeichnet, „trophischen“ Centrums nicht nur für sämmtliche übrigen Bestandtheile des Kerns, sondern auch für das Protoplasma spielt. In den Fällen, wo das Kernkörperchen nur zwei Tochterkerne erzeugt, scheint der Kern keinerlei Veränderungen zu erleiden. Die Theilung geht unter solchen Verhältnissen ziemlich rasch vor sich; es ist folglich die Periode der (trophischen) Inactivität des Kernkörperchens so kurz andauernd, dass es nicht zu Strukturveränderungen im Kern kommt, welche optisch zum Ausdruck gelangen könnten. In den Fällen dagegen, wo mehrfach aufeinanderfolgende Theilung des Nucleolus und seiner Nachkommenschaft beobachtet wird, ist es möglich, eine Veränderung in dem Verhalten der Kernbestandtheile zu einander zu constatiren. Dieses ist besonders deutlich zu sehen, wenn als Ergebniss einer solchen Theilung des Kernkörperchens nicht ein Kern mit vielen Nucleolen auftritt, sondern eine polynucleäre Zelle oder — anfangs — ein multilobarer Kern. Bereits im polynucleolären Kern ist eine Verminderung der Chromatinmenge bemerkbar, in Folge dessen das von dem Chromatin nicht bedeckte Fasernetz des Linin sowie die Nucleolen deutlicher hervortreten. Hierbei gruppiren sich die Reste des Chromatins des Mutterkerns in grösserer Menge an der Peripherie des Kerns, in der Nähe der Kernmembran (Fig. 2—8), sodass die Mitte fast ganz achromatisch erscheint. Zu der Zeit aber, wo die Theilung des Kernkörperchens abgeschlossen ist, und wo bereits um jedes neu formirte Kernkörperchen Neubildung von Tochterkernen beobachtet wird, sind nur Spuren von dem Chromatin der Mutterzelle bemerkbar, welches man zu dieser Zeit für einen Bestandtheil der Kernmembran halten kann: so innig ist das Chromatin mit der Kernmembran verbunden — es erscheint fast in dieselbe eingesprengt.

Die Kernmembran selbst weist zu dieser Zeit bereits deutliche Merkmale der Atrophie auf (Fig. 16—18). An den Stellen, wo die jungen Kerne lappenförmig aus dem Mutterkern vorragen, ist deutlich zu sehen, dass die alte Kernmembran bereits durch die Membran der Tochterkerne ersetzt ist, und nur an den Einschnürungsstellen bleiben Spuren von ihr übrig. Hier erscheint sie als weitmaschiges, chromatinloses Netzwerk mit verdickten, auf-

gequollenen Trabekeln, welche die einzelnen Maschen desselben bilden, während auf ihr oder in ihr stellenweise Körner von Chromatin liegen. Die achromatine Substanz (das Linin) des Mutterkerns erleidet gleichfalls eine Modification in ihrem Aussehen. Das Lininnetz tritt deutlicher hervor, und zwar nicht nur in Folge des Schwundes der Auflösung des Chromatins, welches dasselbe bedeckte, sondern auch in Folge der Quellung der Lininfasern. Es hat den Anschein, als ob die flüssigen Theile des Protoplasma zu dieser Zeit durch die nunmehr nicht functionirende und in der Atrophie begriffene Kernmembran bereits in den Kern eingedrungen sind; das Aufquellen der Lininfasern des Kernnetzes lässt sich ebenso als das Anfangsstadium dieses Processes aussprechen. Zu der Zeit, wo die allmählig formirten jungen Kerne sich zuerst lappenförmig vom Mutterkern abtheilen, später aber weiter ins Protoplasma austreten, bleiben am Orte ihrer Entstehung Spuren des alten Kerns in Gestalt eines weitmaschigen Lininnetzes mit aufgequollenen Fasern und stellenweise sichtbaren Chromatinkörnchen zurück; bald jedoch verschwindet alles dieses unter dem Einflusse der intracellulären Verdauung, deren Anfang noch in den frühesten Veränderungen der Kernmembran, welche die inneren Theile des Kerns schützt, zu suchen ist. Die intracelluläre Verdauung beginnt auf die Theile des alten Kerns nach geschehener Theilung der Nucleolen und der Neubildung junger Kerne einzuwirken, also zu der Zeit, wo der Zusammenhang der alten Theile des Kerns mit ihrem trophischen Centrum, welches nun eine neue Sphäre für seine Thätigkeit besitzt, aufgehoben ist.

Die Anerkennung des Kernkörperchens als trophisches Centrum des Kerns wird einerseits durch eine ganze Reihe von Thatsachen aus dem Gebiete der Biologie der Zelle gerechtfertigt, während andererseits von diesem Gesichtspunkte aus viele beim ersten Anblick räthselhafte Erscheinungen ihre Erklärung finden. Es kommt vor, dass man eine mononucleäre, ihrem Plasmagehalte nach gigantische Zelle beobachtet und dicht neben ihr eine zweite, welche nach der Menge des Protoplasma gleichfalls als Riesenzelle zu bezeichnen wäre, jedoch im gewöhnlichen Sinne des Wortes einen Kern nicht aufzuweisen hat (Fig. 28). Beim ersten Anblick lässt sich in einer solchen Zelle keine Spur von einem Kern entdecken, und nur nach sorgfältiger Exploration bemerkt

man in gut tingirten Präparaten regellos vertheilte Chromatinpartikeln von ziemlich regelmässiger kugelförmiger oder ellipsoider Gestalt; manche dieser tingirten Chromatintheilchen erschienen als gefärbte Doppelkörperchen; einige derselben sind auch auf verschiedene Entfernung von einander getrennt zu sehen. Bei aufmerksamer Beobachtung kann man unter günstigen Verhältnissen auch achromatine Fäserchen bemerken, welche die tingirten Körperchen mit einander verbinden. Nunmehr ist es nicht schwer, diese Körperchen als Nucleolen zu erkennen, welche aber nicht, wie es gewöhnlich der Fall ist, im Kern liegen, sondern sich im Protoplasma selbst befinden. Irgend welche Ueberreste des alten Kerns, aus welchem die ganze Generation der zahlreich im Protoplasma verstreuten Nucleolen hervorgegangen ist, sind nirgends zu sehen: sie sind bereits völlig durch die intracelluläre Verdauung vernichtet. Die Nucleolen aber haben die Tendenz, sich ohne Neubildung junger Kerne zu theilen, wie dieses sonst in Kernen mit zahlreichen Nucleolen der Fall ist. Solche gewöhnliche polynucleoläre Kerne können während einer unbestimmten Zeit ohne anatomische Abgrenzung der Thätigkeitssphären ihrer einzelnen Nucleolen existiren. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch die oben erwähnte Zelle (Fig. 28), welche von rechtswegen als polynucleoläre Zelle bezeichnet werden muss, mit dem Unterschiede jedoch, dass in dieser die Nucleolen sehr bald um sich herum wirkliche Kerne bilden, welche z. Theil als mononucleoläre oder polynucleoläre Kerne der Riesenzelle weiter existiren, z. Th. aber während ihrer Entwicklung auch mit einem eigenen, gesonderten Protoplasma versehen werden.

Ob nun das Protoplasma der Riesenzelle bei der vorhin geschilderten Umwandlung den Charakter des Reticulum des adenoiden Gewebes annimmt oder den des netzförmigen Fasergewebes, jedenfalls verliert es von Beginn an bis zu Ende weder seinen Zusammenhang mit den in seinen Maschen enthaltenen Zellen, noch mit den Kernen derselben, noch auch mit den Nucleolen. Es ist in diesem Falle also die Herkunft und das Bestehen eines intimen Zusammenhangs zwischen den zelligen Elementen und der sog. Zwischensubstanz des Gewebes offenbar. Meiner Ansicht darüber, in welcher Form der biologische (nicht nur der morphologische) Zusammenhang zwischen zelligen Elementen und Zwischensubstanz weiter besteht, gebe ich an

diesem Orte nicht weiter Raum. Diese Frage von weittragender biologischer Bedeutung ist erst unlängst aufgeworfen und eines eingehenden Studiums gewiss werth, über dessen Ergebnisse ich mir weitere Mittheilung vorbehalte.

Ziehen wir nun alles vorstehend Dargelegte in Betracht, so kommen wir zu dem Schlusse, dass die sogen. direkte Zelltheilung nicht nur nach vorhergehender Theilung des Zellkerns, wie bis jetzt angenommen wird, sondern hauptsächlich erst nach geschehener Theilung der Nucleolen stattfindet. Die überwiegende Bedeutung der Nucleolen bei der Zelltheilung tritt mit besonderer Deutlichkeit zu der Zeit hervor, wo der alte Kern vollständig aufgelöst wird, die Neubildung der jungen Tochterkerne aber ausschliesslich auf Kosten des Nucleolen geschieht.

B. Mitotische Zelltheilung.

Gehen wir nun zur Betrachtung des mitotischen Theilungsprocesses über. Wir unterschieden im Vorigen 2 Arten der Kernkörperchentheilung und der darauffolgenden Kerntheilung. Die eine Art stellt den Fall vor, wo das Kernkörperchen in 2 vollkommen gleiche Theile zerfällt; im anderen Falle zerfällt er in 2, sowohl quantitativ, als auch in Hinsicht ihrer Function ungleiche Körperchen, worauf dann eins dieser Tochterkörperchen, das dem mütterlichen in Allem gleicht, wie ein Kernkörperchen der ersten Theilungsart, einer weiteren Theilung unterliegt, während das andere, das lininogene Körperchen, entweder im Kern verbleibt oder aber zu bestimmten Zwecken nach aussen ins Protoplasma ausgeschieden wird. Jetzt wenden wir uns einer dritten Kernkörperchentheilungsart zu; diese stellt blos eine vollkommenere Entwickelung der zweiten Art dar. Wie dort, verfällt auch hier das Kernkörperchen anfangs einer Zweitheilung und giebt 2 ungleiche Tochterkörperchen; das eine von diesen erscheint als typisches Kernkörperchen mit allen seinen Eigenschaften und einzelnen Bestandtheilen, während das andere das „äussere lininogene Körperchen“ bildet, das ausserhalb des Kernkörperchens existirt und den Attractionssphären, Archoplasma u. a. der übrigen Autoren entspricht.

Zunächst beschreiben wir Erscheinungen, wie sie in den typischen Fällen vor sich gehen, um schliesslich zu verschiedenen

Abweichungen und complicirteren Fällen derselben Theilungsart zu gelangen.

Eine typische mitotische Zelltheilung verläuft in folgender Weise: Das Kernkörperchen schwillt vor allem an, wobei sich seine peripherische färbbare Schicht sichtbar verschmälert (Fig. 10). Nach einem deutlich wahrnehmbaren Vorgang geht die Theilung des färbbaren, kleinen centralen Körperchens im Kernkörperchen vor sich. Hierbei verbleibt ein Theil der dieses centrale Körperchen umgebenden lininogenen Substanz mit einem der Centraltochterkörperchen innerhalb der chromatinogenen Kernkörperchensubstanz, während der andere Theil lininogener Substanz, der das andere Centraltochterkörperchen umgiebt, in Gestalt eines „äusseren“ Lininogenkörperchens aus dem Kernkörperchen austritt. Nach dem Verlassen des Kernkörperchens bleibt dieses zweite Centralkörperchen während der ganzen weiteren Entwickelung mit dem ersten Centralkörperchen durch feine Fibrillen der es umgebenden lininogenen Substanz verbunden (Fig. 10 *d*).

Nach dieser Theilung verändert sich wesentlich das Leben des Zellenkerns und überhaupt der Zelle. Die ganze kinetische Energie des Kernkörperchens wird von diesem Augenblick an auf die Vermehrung verwandt. Der Rest der Zelle aber mit allen ihren Einzeltheilen functionirt in Folge früher erhaltener Impulse in bisheriger Weise noch fort und braucht allmählich seine vorher angehäufte Potenzialenergie auf. Die Potenzialenergie der Zelle aber ruht in den Kernsubstanzen, namentlich deren Chromatin, das nach dem genannten Lebensmoment sich allmählich merklich zu verringern beginnt und sich auflöst — ein Fall, den wohl alle Forscher constatirten, bisher aber noch nicht aufklärten.

Wir haben im ersten Theile darauf hingewiesen, dass das Kernkörperchen in allen Fällen, wo ihm vielfache Theilung bevorsteht, stets ein lininogenes Körperchen ausscheidet. Wir haben auch die Vermuthung ausgesprochen, dass dieses hauptsächlich zum Zwecke besserer Ernährung des Kernkörperchenrestes geschehe. Das „äussere Lininogenkörperchen“ rückt, wie oben erwähnt, zur Erfüllung seiner Aufgabe vom Kernkörperchen ab, wohl um nicht dasselbe Nahrungsmaterial, das das Kernkörperchen selbst unmittelbar ausnutzen kann, aufzubrauchen. Es

gelangt sogar aus dem Kern nach aussen ins Protoplasma (Fig. 15, 29). Das Lininogenkörperchen scheidet hierbei in der Richtung seiner Bewegung äusserst feine Lininfortsätze aus, haftet mit diesen an festere Kern- und Protoplasmatheilchen an und bewegt sich durch Contraction dieser Fortsätze von der Stelle.

Während das Lininogenkörperchen den Kern verlässt, theilt sich bei der Mitose dasjenige Kernkörperchen, welches im Kern verbleibt, in zahlreiche Nachkommenschaft (Fig. 12, 30). Jedes Glied derselben bleibt dabei einerseits mit dem äusseren Lininogenkörperchen, andererseits mit seinen mitentstandenen Kernkörperchen verbunden. Das geht auf die Weise von statten, dass das Mutterkernkörperchen, welches mittelst eines Bündels Lininfasern mit dem äusseren Lininogenkörperchen in Verbindung steht, zuerst in 2 Tochterkörperchen zerfällt; die Theilung geht in der Ebene vor sich, die durch die Axe dieses Lininbündels geht, welches letztere beim Auseinanderrücken beider Tochterkernkörperchen sich dementsprechend spaltet: andererseits aber erscheinen zwischen letzteren (i. e. den Tochterkernkörperchen) Linin-Bindefäden, die deren Lininogensubstanz hervorbringt. Diese Lininfäden verbinden untereinander die Lininogensubstanz aller Körperchen, die Descendenten eines Mutterkernkörperchens sind. Die Lininogensubstanz enthält in allen Körperchen ein färbbares Centralkörperchen und wird ausserdem in dem Kernkörperchen von einer hohlen Kugel chromatinogener Substanz umfasst. Nachdem, in Folge wiederholter Theilung der Tochterkernkörperchen, bereits eine grössere Anzahl Descendenten im Kern entstanden ist, beginnt nun die Theilung des äusseren Lininogenkörperchens. Zuerst theilt sich sein Centralkörperchen, und die Lininogensubstanz gruppirt sich zu Kügelchen um beide Tochterkörperchen herum (Fig. 13, 31). Die so entstandenen Lininogentochterkörperchen rücken auseinander, bleiben aber dabei miteinander durch Lininfädenbündel verbunden. Zur selben Zeit findet eine Längsspaltung aller Büschelchen von Lininfasern statt, die das äussere Lininogenkörperchen mit jedem Glied der Kernkörperchen-Nachkommen im Kern verbinden. Die Theilung des äusseren Körperchens geht in der zur langen Axe des Kerns und der Zelle überhaupt perpendiculären Ebene von statten. Sind die lininogenen Tochterkörperchen genügend auseinandergerückt, so dass sie ganz selbständige Gebilde darstellen (Fig. 34), so be-

stehen sie 1. aus dem Centralkörperchen, 2. aus der letzteres umgebenden Lininogensubstanz und 3. aus einer besonderen mehr oder weniger dicken Lininschicht, die das ganze Körperchen umgiebt und von der strahlenförmig nach verschiedenen Seiten äusserst feine Lininfäserchen ausgehen, die zur Fortbewegung des Körperchens dienen. In dieser Zeit entsteht in der sich theilenden Zelle ein recht complicirtes System von Fäserchen, durch welches einerseits beide Lininogenkörperchen miteinander, andererseits letztere mit jedem Glied der im Kern sich befindenden Kernkörperchengeneration verbunden wird. Es ist dies dasselbe Fadensystem, das Hermann, Flemming und nach ihnen auch andere Forscher so trefflich veranschaulichten, dabei jedoch, von einem Theile, der sogenannten „Centralspindel Hermann's" abgesehen, sich nicht dessen Entstehung erklären konnten (Fig. 32, 33).

Das äussere Lininogenkörperchen hat, wie es aus Theil I bekannt ist, die Bestimmung, dem sich theilenden Kernkörperchen zur Bildung von Tochterkernkörperchensubstanz verstärkte Nahrung zuzuführen. Zu diesem Zweck verlässt es den Kern, wo die Kernkörperchen schon ihren Nährstoff direkt erhalten; deshalb auch scheidet wohl das Körperchen in das umliegende Protoplasma jene Masse feiner Fäden aus, die ihm eine bedeutend grössere Berührungsfläche mit der umliegenden, Nährstoff enthaltenden Substanz verleihen; zu diesem Zweck theilt es sich auch in 2 Lininogentochterkörperchen; darum auch schliesslich rücken die 2 Lininogentochterkörperchen möglichst weit zur Stelle der grössten Protoplasmaanhäufung auseinander (Fig. 31—35). Bei diesem Auseinanderrücken nach entgegengesetzten Seiten ziehen die Lininogenkörperchen die Lininfäden an, die sie mit den Kernkörperchen im Kern verbinden, wodurch letztere alle in eine Ebene zu liegen kommen, eine Ebene, die perpendiculär zur Geraden ist, die beide Lininogenkörperchen verbindet; diese können nun „Endkörperchen" in der Figur des sich theilenden Kerns genannt werden und entsprechen den „Polkörperchen" der Autoren (Fig. 32—35). Das richtige Anordnen der Kernkörperchen in einer Ebene, der Mittelebene zwischen beiden Lininogenendkörperchen, wird durch die Gleichheit der Lininfäden, die sie mit den Kernkörperchen verbinden, gesichert.

Es muss erwähnt werden, dass die Kernkörperchen, nachdem sie sich in der äquatorialen Zellebene angeordnet haben,

in dieser zur Sicherung einer stärkeren Ernährung und eines an Nährstoff reicheren Orts nach aussen aus ihrer Lininogensubstanz feine Fäden ausscheiden, mit ihnen an die Lininfäden des netzartigen, faserigen Protoplasmagerüstes sich anheften und sich in derselben Richtung in Folge einer Contraction dieser neugebildeten Fäden fortbewegen (Fig. 36). Auf diese Weise baumelt gleichsam jedes Kernkörperchen am Faden, der es mit beiden Lininogenendkörperchen verbindet, wird in centrifugaler Richtung von den centralen Lininspindelfäden abgerückt und entfernt sich dabei von den benachbarten Körperchen (Fig. 36). Infolge dessen entsteht jene hübsche Figur der chromatischen Spindel und der Chromatinelemente, die kreisförmig und mehr oder weniger regelmässig vertheilt sind und zwar in einer Ebene, die perpendiculär zur Mitte der Spindelaxe steht.

Setzen sich die Lininogenendkörperchen an einem bestimmten Platz im Zellprotoplasma fest, so befestigen sie sich daselbst mittelst radial, wie aus einem Centrum auslaufender, feinster Lininfäden, die an Theilen des netzartigen, faserigen Protoplasmagerüstes haften. Ohne Zweifel können diese radialen feinen Fäden einer weiteren Theilung in mehrere Arten unterliegen, und in der That unterscheidet man fixirende Fäden, d. h. solche mit mechanischer Function, und saftaufnehmende oder solche trophischer Bedeutung. Die ersteren sind meistentheils den Polgegenden der Zelle zu gerichtet (Fig. 36) und zwar nach entgegengesetzten Seiten in beiden Körperchen und erreichen mit der Zeit ihre Maximaldicke; ihre Hauptaufgabe besteht darin, die lininogenen Endkörperchen in der Hauptmasse des freien Protoplasmas unbeweglich zu fixiren; die zweiten Fäden bleiben hauptsächlich in den äquatorialen Zelltheilen (Fig. 36), zeichnen sich durch ihre Länge aus, die bisweilen die Hälfte des Zelldiameters weit übertrifft, ragen über die Aequatorialgegend hinaus und schneiden sich optisch mit den entsprechenden Fäden des anderen Endkörperchens. Auf diese Weise erscheint in bestimmten Theilungsmomenten das ganze Zellprotoplasma durchdrungen von saftaufnehmenden Fäden der Endkörperchen, Alles, um den Kernkörperchen quantitativ möglichst viel Nährstoff zuzuführen.

Richten wir ferner unsere Aufmerksamkeit auf das Geschick der Kernkörperchen, so sehen wir, dass ein jedes von ihnen, nachdem es in der Aequatorialebene sich festgesetzt hat, sich

bedeutend vergrössert. Die Vergrösserung der Kernkörperchen geschieht durch Ablagerungen grösserer oder geringerer Chromatinmassen, die bald gleichmässig die chromatinogene Substanz umgeben, bald hauptsächlich an der Aussenseite des Kernkörperchens, zur Zellperipherie gerichtet, sich anhäufen. Gefärbte Präparate geben dann folgendes bekannte Bild einer sich mitotisch theilenden Zelle (Fig. 36): 2 Lininogenendkörperchen, beide umgeben von entsprechenden radial auseinanderlaufenden feinen Fäden, verbindet ein Büschelchen Lininfäden, das spindelförmig im mittleren Theil erweitert ist, so dass jedes Fädchen des Büschelchens deutlich einzeln sich hinzieht und dazu in einigem Abstand von den übrigen Fäden bleibt; in der äquatorialen Zellebene, die die Mitte dieses Spindel-Lininbüschelchens perpendiculär zur Axe schneidet, befinden sich gefärbte Körperchen, welche sich so zu den oben erwähnten Fäden verhalten, als ob sie an deren Aussenseite angeheftet wären.

Nun beginnen die Kernkörperchen mit dem an ihnen angewachsenen Chromatin zu wachsen in Folge eines Zuschusses der Lininogensubstanz und unterliegen dann einer Theilung. Jedes Kernkörperchen theilt sich in der Aequatorialplatte so, dass der mittlere Theil der Lininogensubstanz mit dem Centralkörperchen in der Theilungsfläche am Ort verbleibt in Gestalt eines „äquatorialen Lininogenkörperchens“, an dessen Polen sich zwei Chromatinogenkörperchen von angewachsenem Chromatin befinden (Fig. 37, 38). Hierauf beginnen die Chromatinogenkörperchen mit dem Chromatin von der Theilungsfläche zum entsprechenden Lininogenendkörperchen hin abzurücken, welches, wie bekannt, mit jedem Chromatinogenkörperchen mittelst eines Lininfadens verbunden ist (Fig. 39). Bei dieser Bewegung ziehen sich die genannten Lininfäden zusammen, die äquatorialen Lininogenkörperchen aber bilden in der Theilungsebene, nachdem die Chromatinogenkörperchen sich zu den Lininogenendkörperchen bereits entfernt haben, neue Fäden aus. Auf diese Weise zerfallen die Kernkörperchen mit dem sie umgebenden Chromatin in „äquatoriale Lininogenkörperchen“, die in der Theilungsfläche verbleiben, und in „Chromatinogenkörperchen“, die zu den entgegengesetzten Spindelpolen hinrücken. Hier sind es keine Tochterkernkörperchen mehr, da ja jedes Mutterkörperchen in 2 ungleiche Kernkörperchen zerfallen ist: die Lininogenkörperchen

weisen keine Chromatinogensubstanz auf, wohl aber Centralkörperchen; den Chromatinogenkörperchen dagegen fehlen die letzteren, doch enthalten sie Chromatinogen- und Lininogensubstanz. Rücken die Chromatinogenkörperchen nach entgegengesetzten Richtungen zu den Lininogenendkörperchen auseinander, so bleiben sie mit den äquatorialen Lininogenkörperchen durch neugebildete Lininfäden verbunden. Die Chromatinogensubstanz der Chromatinogenkörperchen erzeugt auch während der Fortbewegung zu den Lininogenendkörperchen hin Chromatin. In dieser Zeit scheiden die äquatorialen Lininogenkörperchen in radialer Richtung feine Fäden aus, die sich in der äquatorialen Zellgegend ausbreiten, sich gegenseitig schneiden und dabei sich mit dem netzartigen Protoplasmagerüst verbinden (Fig. 37). Dadurch entsteht in der Aequatorgegend der Zelle ein von den äquatorialen Lininogenkörperchen abhängendes und eng mit den Fasern des Protoplasmagerüstes verbundenes, besonderes Netzwerk. Dieses soll nicht nur mechanisch die Lage der äquatorialen Lininogenkörperchen, die die Fortbewegung der Chromatinogenkörperchen polwärts leiten, fixiren, sondern es soll auch die Ernährung der Chromatinogenkörperchen durch den Nährstoff der äquatorialen Zellgegend fördern.

Nachdem das Lininnetz den ganzen Querschnitt der Zelle in der Aequatorialgegend eingenommen hat, beginnt es allmählich zusammenzuschrumpfen. Dieses äussert sich in der Gestalt der Zelle, an deren Oberfläche eine äquatoriale Furche anfangs irgendwo seitwärts auftritt; diese Furche umfasst später die ganze Peripherie (Fig. 39). Allmählich nimmt diese centripetale Contraction des Netzes zu; man bemerkt an der Zelle eine beständig tiefer werdende äquatoriale Einschnürung entstehen. Zur selben Zeit nähern sich allmählich die äquatorialen Lininogenkörperchen einander (Fig. 40) und fliessen schliesslich zu einem „Lininogen-Zwischenkörperchen“ zusammen, welches diesen Namen dank seiner Lage zwischen 2 entstehenden Tochterzellen vollauf verdient (Fig. 41). Das Lininogenzwischenkörperchen verbinden Lininfäden mit den Chromatinogenkörperchen, die sich nun bereits bei den entsprechenden Lininogenendkörperchen befinden. In dieser Zeit trägt die sich theilende Zelle bereits das Bild einer zweitheiligen Zelle, deren Tochterkörperchen nur noch das Lininogenzwischenkörperchen mit einander verbindet. Anfangs

gehört dieses Körperchen beiden Tochterzellen in gleichem Maasse an, später aber theilt es sich. Nach stattgefundener Theilung werden beide Tochterkörperchen einige Zeit noch miteinander durch Lininfäden verbunden, die das letzte Band zwischen beiden neuformirten Zellen aufrecht erhalten. Bald reissen auch diese, wodurch die Zelltheilung ein Ende nimmt.

Während der Theilung des Protoplasmas findet nicht nur eine Einklemmung desselben durch Contraction der äquatorialen, netzartigen Trennungsplatte statt, sondern es wird ebenso das Plasma zum entsprechenden Lininogenendkörperchen angezogen und zwar unter Einwirkung der sich zusammenziehenden Lininfäden, die das Endkörperchen mit den äquatorialen lininogenen Körperchen verbinden. Die Einschnürung des Zellprotoplasmas wird dadurch erleichtert, dass der Zellkern, der früher in dieser Gegend als Ganzes existirte, sich später zerlegt. Die einen Zellelemente, wie die Kernkörperchen, formiren in den polaren Zelltheilen Tochterkerne, die anderen — die Kernmembran, das Linin, Chromatin, der Zellsaft — unterliegen einer Zerlegung und dienen den sich theilenden Kernkörperchen und überhaupt der Zelle zur Nahrung. Dadurch verringert sich allmählich die innere Spannung in der Theilungsfläche und vergrössert sich dementsprechend in dem Formirungsrayon der Tochterkerne.

Betrachten wir nun das weitere Schicksal der Chromatinogenkörperchen: Wie bekannt, rücken sie in 2 Tochtergruppen zu den entsprechenden Lininogenendkörperchen hin, während ein Verband zwischen ihnen und den äquatorialen Lininogenkörperchen durch Lininfäden fortbesteht. Nach Erreichung des entsprechenden Lininogenendkörperchens bleibt das Chromatinogenkörperchen dicht an demselben stehen und schwillt infolge verstärkten Zuschusses von Lininogensubstanz an. Hierdurch wird jedes Chromatinogenkörperchen scheinbar zu einem Bläschen, wobei die Chromatinogensubstanz gleichsam dessen Membran bildet, indem es, wie stets, die äussere Oberfläche dieses scheinbaren Bläschens einnimmt, insbesondere die von der Axe der achromatischen Spindel abgewendeten Seite (Fig. 42). Nach einiger Zeit ziehen die Lininogenendkörperchen alle ihre Lininfäden ein, deren Substanz als kugelige, achromatische Masse um dieselben sich ablagert. Zusammen mit diesen werden auch die Chromatinogenkörperchen angezogen, die das Lininogenendkörperchen von

allen Seiten umgeben, ebenso schliesslich auch das durch Theilung des Lininogenzwischenkörpers entstandene lininogene Körperchen. Nach dem Zusammenfliessen der Lininogensubstanz sämmtlicher Körperchen schmelzen auch deren Centralkörperchen zusammen, während die Chromatinogensubstanz von aussen die allgemeine Lininogensubstanzmasse umgiebt (Fig. 43, 44). Dieses Alles bedeckt das Chromatin, das früher die Aussenseite der Oberfläche eines jeden Chromatinogenkörperchens einnahm. Auf diese Weise entsteht das Tochterkernkörperchen mit allen seinen Bestandtheilen, wie das Centralkörperchen, die Lininogen- und die umfassende Chromatinogensubstanz. Das Linin, welches im Ueberfluss die Lininogenendkörperchen umgab, umfasst nun das ganze Kernkörperchen sammt dem umliegenden Chromatin (Fig. 45).

Hiermit hört dasjenige Leben des Kernkörperchens, welches der Fortpflanzung geweiht ist, auf; es beginnt sein individuelles Leben. Dieses äussert sich vor allem optisch darin, dass das Linin vom Chromatin, welches das Kernkörperchen umgiebt, u. zw. infolge einer Flüssigkeitsanstauung zwischen den genannten Substanzen, abrückt (Fig. 46). Auf diese Weise formirt sich die Kernmembran aus der äusseren Lininschicht; die innere umgiebt noch ferner das Kernkörperchen, der mittlere Theil aber, den eine Menge Höhlungen verschiedener Gestalt und Grösse durchdringt, verfällt einer faserigen Metamorphose und bildet das netzartige Fasergerüst des neuen Kerns (Fig. 47—50). Es giebt eine Reihe von Gründen anzunehmen, dass die Kernmembransubstanz, d. h. das Linin, auch die Bedeutung einer chemotactischen Substanz besitzt, die die Nährstoffe an sich zieht und nicht blos die Rolle einer thierischen Haut, einer Membran, vertritt, durch die eine Diffusion der Substanzen, die durch chemische Körper innerhalb dieser Membran angezogen werden, stattfindet. Die Kernmembransubstanz selbst (Linin) spielt in dem sie umgebenden Medium eine elective Rolle. Das Chromatin verliert während dieser Akte seine starke Färbbarkeit, zerfällt in einzelne Theilchen (Fig. 50), nähert sich der Kernmembran und bohrt sich gleichsam in diese hinein.

Auf diese Weise nimmt der Kern zum Schluss der Theilung die für den Ruhezustand typische Bläschengestalt an.

Aus dem im Vorhergehenden geschilderten Processe der Kern- und Zellentheilung sehen wir, dass die Kernkörperchen die

Seele desselben bilden. Alle Erscheinungen der Kerntheilung sind Vorgänge der Kernkörperchentheilung: der Kern löst sich ohne Rest in allen seinen Theilen auf — die Kernkörperchen ausgenommen. Alle Substanzen, die an diesem so complicirten Processe theilnehmen, entstehen aus dem Kernkörperchen. Die jungen Tochterkernkörperchen sind Nachkommen des Mutterkernkörperchens.

Nachdem wir uns mit der einfachsten Art der sog. mitotischen Kernkörperchentheilung bekannt gemacht haben, gehen wir nun zu den verwickelteren Arten derselben Theilung über. Die Complication hängt hauptsächlich von der Quantität des Chromatins ab, welches die Kernkörperchen während des Theilungsprocesses bilden. Je mehr Chromatin, um so complicirter das Bild des sich theilenden Kerns. Jedoch selbst bei der verwickeltsten Theilung wird das Schema der einfachen Theilungsart, wie wir sie früher kennen gelernt haben, beibehalten, indem einer jeden Theilung eine Kernkörperchentheilung zu Grunde liegt; alles übrige sind blos Begleit- und unwesentliche Nebenerscheinungen.

Wir sahen, dass an der Zelltheilung folgende Gebilde theilnahmen: 1. das Kernkörperchen, 2. das Chromatin, 3. die aus dem Kern heraustretenden Lininogenkörperchen, 4. Verbindungs-Lininfäden, die in einem bestimmten Moment die Spindelfigur bilden, 5. saftaufnehmende Lininfäden, die die Lininogenkörperchen umgeben und um sie herum Strahlungen, „Sterne", bilden, 6. die äquatoriale, netzartige, faserige Zellscheideplatte, 7. die sich wiederherstellenden Tochterkerne. Ein jeder dieser Faktoren kann Abweichungen vom oben genannten Typus aufweisen, sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht, doch ohne dessen Grundvorgang zu verletzen. Nun betrachten wir nach Möglichkeit alle vom Grundtypus der sich theilenden Zelle vorkommenden Abweichungen.

Die Anzahl der Kernkörperchen, in welche das Mutterkörperchen zerfällt, ist verschieden für die Zellen der einzelnen Thier- und Pflanzenarten; dies bewiesen längst schon viele Beobachter.

Die Quantität des Chromatins schwankt in grossem Maasse bei der Theilung eines jeden Kernkörperchens: angefangen von vollständiger Abwesenheit, z. B. in den meisten Fällen, wo die Bildung der sogenannten Polzellen auf dem Spiel steht, ferner

jene unbedeutenden Chromatinspuren bei der Theilung vieler Pflanzenzellen (Spirogyra, Mutterzelle des Keimpollens, des Keimbläschens vieler Pflanzen), sowie in den ersten Segmentationen vieler niederer Thiere, bis hinauf zu der grossen Chromatinmasse in den Kernkörperchen der Gewebezellen junger Wirbelthiere. Enthält die sich theilende Zelle in grosser Masse Chromatin, so fällt es schwer, die Ersetzung des alten sich auflösenden Chromatins durch neues zu verfolgen, da diese beiden Processe fast gleichzeitig im Kern vor sich gehen. Verschwinden im Kern die letzten Körnchen vom alten Chromatin, so existirt bereits ein „dichter" Knäuel neuen Chromatins, der später in den „lockeren" Knäuel übergeht, dieser aber zerfällt durch Quertheilung des ihn bildenden Chromatinfadens in einzelne Schleifen. Es stellt sich heraus, dass der Umwandlungsprocess des Chromatins im Kern der sich theilenden Zelle folgenden Gang nimmt: das alte Chromatin löst sich allmählich auf, wobei es aus den inneren Kerntheilen zur Peripherie hin, d. h. zur Membran, abrückt. Diese letzte Erscheinung ist auch der Grund, weshalb die Neubildung des Chromatins bei der Beobachtung der Zelltheilung an chromatinreichen Kernen nicht deutlich vor Augen tritt. Die Kernkörperchen theilen sich und bilden zur selben Zeit nicht nur Lininfäden, die sie untereinander verbinden, sondern ebenso Chromatin, das diese Fäden in ununterbrochener Schicht umgiebt (Fig. 51, 52). In einigen Fällen kann man beobachten, dass das Chromatin in den von Kernkörperchen gebildeten Fäden sich nicht in Form einer ununterbrochenen, gleichförmigen Schicht befindet, sondern eine Reihe kugeliger Körperchen darstellt, wodurch der ganze Faden ein perlschnurförmiges Aeussere (Fig. 55 *d*, *e*) gewinnt. Diese Chromatinanordnung kann auf die Weise erklärt werden, dass die Ernährung des Kernkörperchens nicht ganz normal vor sich geht und dass deshalb die Ausarbeitung der Linin- und Chromatinsubstanz stossweise stattfindet. Hierdurch scheidet die lininogene Kernkörpersubstanz, an Stelle eines gleichmässigen, gleichschichtigen Lininfadens, Linin in Gestalt von Kugelkörperchen aus, die vom Chromatin bedeckt werden, welches die Chromatinogensubstanz des Kernkörperchens bildet. Alle auf diese Weise entstandenen Kügelchen werden miteinander durch mehr oder weniger lange feine Lininfäden verbunden, die die Fortsetzung der Lininsubstanz zweier Nachbarkügelchen darstellen.

In diesen, wie auch in den früher beschriebenen Fällen, wo sich ein einziger hinziehender Lininfaden ergiebt, zieht sich das Linin in ununterbrochener Weise durch die ganze Länge hin, während das Chromatin nur die kugeligen Lininkörperchen bedeckt, die Bindefäden aber zwischen ihnen frei lässt (Fig. 55 *b, c, f*). Die Anzahl solcher Kügelchen in dem sich theilenden Kern ist verschieden; bisweilen füllen sie den ganzen Kernmembranraum aus und verdecken dem Auge den eigentlichen Kernaufbau; der Kern erscheint hierbei gleichmässig körnig. Einen solchen Kernbau hielten einige Forscher (Podwyssotzky 195) für charakteristisch für das eigentliche Anfangsstadium der Kerntheilung, das später in den dichten Knäuel übergeht. Uns jedoch leuchtet aus dem Vorherigen hervor, dass dieser Kernbau durchaus nicht das Anfangsstadium der Kerntheilung darstellt. Die jungen Kernkörperchen halten sich zwecks besserer Ernährung unweit des äusseren Lininogenkörperchens auf, das ausserhalb der Kernmembran ins Protoplasma ausgerückt ist und mit welchem, wie wir finden, alle Körperchen durch saftleitende Lininfäden verbunden sind. Aus diesem Grunde lagern sich alle Kernkörperchen unfern der Kernmembran mit dem Lininogenkörperchen an dieselbe Seite. Bei einer grossen Neubildung von Linin und Chromatin laufen die feinen Fäden von jedem Kernkörperchen von 2 entgegengesetzten Punkten ihrer Oberfläche seitwärts aus, richten sich zur entgegengesetzten Kernperipherie und füllen unter Schlängelungen, nach Erreichung derselben, den ganzen Raum mit ihren Schleifen aus (Fig. 51). Sobald eine genügende Quantität Chromatin ausgearbeitet ist, beginnen die Fäden sich zusammen zu ziehen und zugleich sich zu verdicken. Auf diese Weise formirt sich zuerst aus feinen Fäden der „dichte“ Knäuel, später aus breiteren der „lockere“, bis schliesslich letzterer in einzelne Schleifen zerfällt. Der Chromatino-Lininfaden ist schon vom Beginn seiner Formirung in einzelne Schleifen getheilt, die der Anzahl der Kernkörperchen im Kern entsprachen; früher jedoch bleiben sie infolge der zahllosen Fadenwindungen unbemerkt. Es vollzieht sich dieses auf folgende Weise: die Lininogensubstanz scheidet bereits vom Beginn der Kernkörperchentrennung linine Verbindungsfäden aus, welche erst hernach vom Chromatin bedeckt werden, das erst bedeutend später von der Chromatinogensubstanz ausgeschieden wird. So bildet sich der ununterbrochene

Lininfaden, während die Chromatinsubstanz, die den ersten bedeckt, an den Stellen, die sich zuerst bildeten, unterbrochen wird. Schliesslich geben die Kernsubstanzen folgendes Bild: ununterbrochen zieht sich der Lininfaden hin; mit bestimmten Zwischenräumen sind auf denselben hohle Chromatincylinder aufgereiht; in der Mitte der Länge dieser Chromatinaufsätze sind in diesen ununterbrochenen Faden die Kernkörperchen eingereiht. Der ununterbrochene Lininfaden bildet hierbei die unmittelbare Fortsetzung der lininogenen Kernkörperchensubstanz, die Chromatineinfassung des Fadens aber — der chromatinogenen (Fig. 52). Diese Substanzvertheilung führt auch dazu, dass der Faden nach seiner Contraction, durch die er dicker und kürzer geworden ist, deutlich in einzelne Schleifen getheilt erscheint, besonders an gefärbten Präparaten. Die feinen Lininfäden, welche früher die Schleifen miteinander verbanden, und denen sie an Breite kaum nachstanden, entgleiten jetzt dem Auge des Forschers, ja existiren bisweilen gar nicht mehr, indem sie um diese Zeit auseinanderreissen. Die schon längst von vielen Beobachtern bemerkte Anordnung der Chromatinschleifen im Kern — die Spitzen der winkligen Einbiegungen lagern sich um einen Punkt der Kernoberfläche, während die freien Enden zur entgegengesetzten Seite gerichtet sind — wird aus dem Vorhergegangenen verständlich (Fig. 51, 53). Diese Anordnung folgt unvermeidlich aus der Kernkörperchenvertheilung an der zum äusseren Lininogenkörperchen, mit dem sie alle verbunden sind, am nächsten liegenden Kernoberfläche.

Sobald sich das äussere Lininogenkörperchen getheilt hat und die Lininogentochterkörperchen entgegengesetzte Punkte der Kernoberfläche eingenommen haben, lagern sich die Lininchromatinschleifen ebenso, sich allmählich wendend, und in dieser Bewegung der Bewegung der Körperchen folgend, in der äquatorialen Kerngegend u. zw. in der Ebene, die perpendiculär die Mitte der Verbindungslinie beider Lininogenendkörperchen durchschneidet (Fig. 54). Entsprechend der genannten Linie legen sich jene Lininfäden, die beide Lininogenendkörperchen, und ebenso auch jene, die jedes Lininogenendkörperchen mit jedem Kernkörperchen verbinden. Alle diese Lininfäden bilden zusammen das, was man gewöhnlich unter der achromatischen Theilungsspindel versteht. Auf diese Weise geniessen die Kernkörperchen, die

in den Winkeln der Chromatin-Lininschleifen sich befinden, auch jetzt bei dieser Anordnung die unmittelbare Nähe der beiden Lininogenendkörperchen, die ihnen einen bedeutenden Theil ihrer Nährsäfte zustellen.

Sobald der dichte Knäuel durch das Zusammenziehen und gleichzeitige Verdicken des Linin-Chromatinfadens zum „lockeren" Knäuel sich ausbildet, so unterliegt — das ist von Vielen beobachtet worden — genannter Faden einer Längstheilung u. zw. durch Hervortreten eines schmalen, glänzenden Streifens zwischen beiden Fäden in Gestalt einer Spalte. In Wirklichkeit jedoch findet weder im Stadium des „lockeren" Knäuels, noch auch nach stattgefundener Quertheilung der Linin-Chromatinfäden in einzelne Schleifen eine Längsspaltung statt. Solange die Linin-Chromatinfäden fein sind, erscheinen sie selbst bei starker Vergrösserung homogen. Bei bedeutender Erweiterung der Fäden jedoch, wenn die Lichtstrahlen dieselben in ihrer Axe schneiden, brechen die Substanzen, die sie bilden und sich stark von einander im Brechungsvermögen unterscheiden, das Licht, besonders an gefärbten Präparaten und geben dadurch folgendes Bild: der hohle Cylinder aus intensiv gefärbtem Chromatin erscheint in 2 farbigen, parallelen, scharf abgegrenzten Streifchen, während zwischen ihnen ein heller, ungefärbter, optisch jedoch von den ihn umgebenden Bestandtheilen wenig unterschiedener Streifen zu sehen ist, der dem Lininfaden, der Axe des ganzen Fadens, entspricht (Fig. 55). Dieses Bild kann zum irrigen Schluss vom Vorhandensein einer Spalte zwischen längsgetheilten Chromatinfäden führen; klar ist es jedoch, dass weder jetzt noch im Stadium der einzelnen Linin-Chromatinschleifen eine Längstheilung stattfindet; sie fehlt auch im Stadium des Muttersterns. Sie findet nur dann statt, wenn das in jeder Schleife eingeschlossene Kernkörperchen sich zu theilen beginnt. Dieses geht folgendermaassen vor sich: nach Theilung der Kernkörperchen spaltet sich das stark angeschwollene Lininbüschelchen längs seiner Axe; beim ferneren Auseinanderrücken der Chromatinogenkörperchen wird ein jedes der durch Spaltung neuentstandenen Lininfadenbüschelchen von seinem Theil Chromatinsubstanz umgeben, die früher als hohler Cylinder die Lininfadenmutterbüschelchen umschloss. Der hohle Chromatincylinder verdünnt sich infolge einer Anschwellung und einer darauffolgenden Spaltung des in ihm

eingeschlossenen Lininfadenbüschelchens in der Theilungsebene der Kernkörperchen; später zerfällt er vollkommen in 2 hohle Halbcylinder. Deren freie Ränder fliessen wieder zusammen und bilden so um die Lininfäden neue Hohlcylinder, wobei die Haupt-Chromatinmasse jedoch an der der Spaltungsfläche entgegengesetzten Seite der Linin-Chromatintochterschleifen sich anhäuft (Fig. 56, 58). Diese Längstheilung beginnt mit dem im Kerncentrum liegenden Theil der Linin-Chromatinschleifen, wo sich das Kernkörperchen befindet und breitet sich allmählich nach aussen hin aus, und findet an deren peripherischen Enden ihren Abschluss. Auf diese Weise geht auch die Längstheilung der Linin-Chromatinschleifen in dem Falle von statten, wo letztere aus einer Reihe Kügelchen bestehen, d. h. perlschnurartige Form aufweisen (Fig. 57).

Nach der Längstheilung der Linin-Chromatinschleifen und der in ihnen enthaltenen Chromatinogenkörperchen rücken sie zu den entsprechenden Lininogenendkörperchen aus, und, bevor noch die Enden derselben Schleifen sich gespalten haben, bewegen sie sich, von den Lininspindelfäden angezogen, als Radien um den festen Punkt der noch nicht getrennten äusseren Enden der Schleifen. Es kommt vor, dass die Lininochromatintochterschleifen schon fast rechtwinklig zur Aequatorialplatte zu stehen kommen und zur selben Zeit mit ihren Bogenscheiteln die Lininogenendkörperchen fast erreichen, während sie noch mit ihren Endtheilen zusammenhängen (Fig. 68). Die Trennung der Linin-Chromatintochterschleifen, und deren Auseinanderrücken nach entgegengesetzten Seiten hängt damit zusammen, dass die Lininfadenbüschelchen, die eine Fortsetzung der die Fadenaxe bildenden Fäden darstellen und deren Endtheile sie mit dem netzartigen Protoplasma-Fasergerüst verbinden, nach vorhergegangener Längstheilung infolge einer Neubildung von Linin sich zu verlängern beginnen. Es erreichen die Linin-Chromatintochterschleifen ihre Lininogenendkörperchen und bilden dabei Tochtersterne (Fig. 60). Die Linin-Chromatinschleifen nähern sich zuerst mit den Spitzen ihrer Winkel, in engem Kreis das Lininogenendkörperchen umschliessend, darauf biegen sich ihre bis dahin geradlinigen Seiten mit der Einbuchtung nach innen zusammen, mit ihren Enden aber nähern sie sich einander beinahe bis zur vollständigen Vereinigung zu einem ununterbrochenen Faden

(Fig. 69). Das Zusammenrücken der Bogentheile zum Lininogenendkörperchen findet in dem daranffolgenden Zusammenfliessen der in ihnen enthaltenen Chromatinogenkörperchen seinen Abschluss. Die Lininogensubstanz aller Chromatinogenkörperchen fliesst hierbei mit derselben Substanz des Lininogenkörperchens zusammen, während die Chromatinogensubstanz die erste von allen Seiten umschliesst (Fig. 61). Auf diese Weise erscheint im entstandenen Tochterkern das typische Tochterkernkörperchen; das, umgeben von einer Menge Linin, sich fürs erste in untrennbarem Verband mit allen Linin-Chromatintochterschleifen befindet.

Die Annäherung der Schleifenenden infolge einer Einbiegung nach innen ist am wahrscheinlichsten dem Umstande zuzuschreiben, dass die die Schleifenaxe bildenden Fäden, wie ich schon oben erwähnte, nicht mit der geometrischen Axe zusammenfallen, sondern näher zur inneren Schleifenseite liegen, d. h. zur Spindelaxe hin; deshalb auch zieht der Lininfaden die innere, chromatinfreie Fläche der Linin-Chromatintochterschleifen leichter zusammen und veranlasst sie durch seine Contraction sich zusammenzubiegen. Je mehr sich die Lininfäden zusammenziehen, um so stärker biegen sich die Linin-Chromatintochterschleifen mit ihren freien Enden nach innen zusammen (Fig. 59).

Nach seiner Formirung ändert das Kernkörperchen seinen auf Vermehrung gerichteten Verwandlungscyklus und tritt seine gewöhnliche, individuelle Lebensthätigkeit in der Zelle an. Als Resultat dieser Thätigkeit ist 1. die Bildung der Kernmembran, 2. die Veränderung des Chromatins zu verzeichnen (Fig. 61—65). Ueber diese Erscheinungen ist früher berichtet worden. Hier verursachen sie dieselben Gründe, und es entstehen die betreffenden Theile aus denselben Substanzen. Die Kernmembran bildet sich um das Kernkörperchen herum aus der Lininsubstanz (Fig. 61—65). Das Linin wird durch die sich ansammelnde Flüssigkeit vom Kernkörperchen abgerückt und umgiebt die erstere mit einer dünnen Schicht, die hier und da durch Querstreifchen mit der äusseren Schicht verbunden ist. Die sich bildende Membran rückt vom Kernkörperchen ab und umgiebt die Linin-Chromatinschleifen, bis sie sie in ihren Raum eingeschlossen hat (Fig. 62). Die Lininsubstanz der Schleifen schwillt infolge ihrer Flüssigkeitsansammlung (Zellsaft) in den saftleitenden Fäden mehr oder weniger stark an und gelangt allmählich zum netzartigen Faserbau. Die Chromatinsub-

stanz aber zerfällt allmählich in Körnchen verschiedener Grösse, die sich längs der Fäden des netzartigen Fasergerüsts vertheilen (Fig. 63—65). Der Zerfall des Chromatins in Körnchen ist eine Folge der netzartigen, faserigen Metamorphose, der die unter dem Chromatin liegende Lininsubstanz in jeder der Linin-Chromatintochterschleifen unterliegt. Anfangs sind die Zwischenräume der einzelnen Lininfäden des Gerüstes unbedeutend, später jedoch nehmen sie beständig zu und zwar infolge einer Flüssigkeitsanstauung, die als Resultat der specifischen Lebensthätigkeit des Kernkörperchens anzusehen ist. Zusammen mit den auseinanderrückenden Lininfäden zerstreuen sich auch die auf ihnen ruhenden Chromatinkörnchen. Deshalb auch werden Chromatinkörnchen selten in Centraltheilen der ruhenden Zelle und meistentheils in den äusseren Schichten vorgefunden.

Auf diese Weise kann das Chromatin des Kerns in keiner Lebensphase der Zelle activ sich fortbewegen und nur passiv durch Fortschieben von Lininfäden, auf denen es ruht und mit denen es in gewisser organischer Verbindung steht, seinen Platz wechseln. Der Charakter dieser Verbindung ist bis jetzt schwer zu definiren, jedoch, gestützt auf verschiedene Fakta, können wir vermuthen, dass diese weder eine zufällige, noch temporäre ist, sondern mit der Einzelexistenz des gegebenen Chromatinkörnchens gleichdauernd ist. Die chemische Veränderung des Chromatins wird um diese Zeit sehr leicht auf färberische Weise nachgewiesen.

Die sogenannte achromatische Theilungsspindel, bildet, wie wir oben gesehen haben, zwei Hauptgruppen von Lininfäden. Die erste entsteht zwischen den auseinandergehenden Lininogentochterkörperchen, am Endkörperchen; die zweite Gruppe bilden im Kern mit beiden Lininogenendkörperchen Fäden, die jedes einzelne äquatoriale Lininogenkörperchen verbinden. Während die erste Fadengruppe der Theilungsfigur sich nach der Spindelaxe richtet und nur wenig von ihr abweicht, bildet die zweite Gruppe durch die Anordnung ihrer Fäden die eigentliche Spindelfigur. Die die Spindel bildenden Fäden weichen, vom Lininogenendkörperchen ausgehend, immer mehr und mehr nach aussen von der Axe ab und erreichen ihren grössten Abweichungsgrad in der Aequatorialplatte, wo sie zu den dort liegenden Lininogenkörperchen kommen. Theilen sich die äqua-

torialen Kernkörperchen, und beginnen sich die aus ihnen entstandenen Chromatinogenkörperchen infolge einer Contraction der Spindelfäden zu den entsprechenden Lininogenendkörperchen hin zu bewegen, so liefern die äquatorialen Lininogenkörperchen Lininfadenbüschelchen, die sie mit anderen Tochterelementen der äquatorialen Kernkörperchen d. h. den Chromatinogenkörperchen bilden und gleichsam die Spindelfäden fortsetzen.

Abweichungen vom normalen Spindelbild hängen hauptsächlich von der quantitativen Vergrösserung der Lininogenendkörperchen und deren Gesammtanordnung ab. Jede Lininogenendkörperchentheilung begleitet sowohl eine Neubildung von Lininfäden, die die Tochterkörperchen untereinander verbinden, als auch eine Spaltung aller Lininspindelbüschelchen. Jedes durch Theilung an einem Pol entstandene Lininogenendkörperchen, mögen es noch so viele sein, wird somit mittelst Lininfärbung 1. mit den übrigen Körperchen, 2. mit den äquatorialen Lininogenkörperchen verbunden (Fig. 66). Auf diese Weise wird durch jede neue Theilung des Lininogenendkörperchens das achromatische Spindelsystem complicirter.

Die Lininogenkörperchen und ihre Centralkörperchen bieten sehr oft Abweichungen von ihrer oben beschriebenen Entstehung und ihrem Normalbau. Aber alle diese Abweichungen finden leicht eine Erklärung, falls man die physiologische Bedeutung der Lininogenkörperchen bei der normalen Theilung in Betracht zieht.

Das äussere Lininogenkörperchen verlässt gewöhnlich den Kern, bisweilen aber bleibt es auch in ihm. In solchen Fällen theilt es sich im Kern ebenso in 2 Theile, wie es sich gewöhnlich beim Heraustreten ins Protoplasma theilt. Die Function des äusseren Lininogenkörperchens im Kern ist der des im Protoplasma sich befindenden identisch. Nehmen die Lininogentochterkörperchen ihre Stelle im polaren Theil des Protoplasmas ein, so können sie ihrerseits einer Theilung unterliegen, wodurch im Bild der sich theilenden Zelle zwei oder mehrere Lininogenendkörperchen auftreten.

Die äquatorialen Lininogenkörperchen fliessen in einigen Fällen anfangs zusammen, und erst später theilt sich dieses Körperchen in 2 Tochterkörperchen, die darauf sich zu den entsprechenden Lininogenendkörperchen entfernen und mit letzteren

zur Bildung der inneren Theile des Tochterkernkörperchens zusammenfliessen (Fig. 41). In anderen Fällen theilt sich jedes äquatoriale Körperchen einzeln und verschmilzt dann mit dem entsprechenden Lininogenendkörperchen. Schliesslich kommt es noch vor, dass einzelne äquatoriale Körperchen sich besonders theilen und so zu den Lininogenendkörperchen sich hinbewegen, während die übrigen in ein Körperchen zusammenfliessen, das sich in 2 Tochterkörperchen theilt und ebenso zur Verschmelzung sich polwärts fortbewegt (Fig. 67). Diese Verschmelzung der äquatorialen Lininogen- mit den entsprechenden Lininogenendkörperchen ist jedoch keine constante Erscheinung und findet nicht immer statt. Bisweilen verbleiben diese Körperchen in der Aequatorialplatte und bilden dort die Trennungsplatte (Fig. 66).

Die achromatische Theilungsspindel hat doppelte Bestimmung. Sie fördert erstens die mechanische Fortbewegung von Kernsubstanzen und deren Theilung, zweitens erscheinen die Spindelfäden — ein Product der Lininogensubstanz des Kernkörperchens und gleichsam dessen Fortsätze — als saftleitende Fäden, die eine gleichmässige Ernährung aller während der Zelltheilung entstandenen Kernkörperchen sicherstellen. Ausser den Spindelfäden weist die sich theilende Zelle noch eine andere Art Lininfäden auf, die eine andere Bestimmung haben. Es sind dies jene Fäden, welche strahlenförmig das äussere Lininogenkörperchen und später jedes aus ihm sich bildende Lininogenendkörperchen umgeben. Diese Fäden haben doppelte Bedeutung. Einerseits bewegen sie mechanisch das gegebene Lininogenkörperchen fort und fixiren es im ihm geeigneten Protoplasmaraum, andererseits spielen diese radial nach allen Seiten vom Lininogenkörperchen auseinanderlaufenden Fäden die Rolle von saftleitenden Fäden, um ein möglichst grosses Gebiet zur Saftaufnahme zu umfassen. Befinden sich mehr als ein Lininogenendkörperchen an jedem Pol der sich theilenden Zelle, so wird ein jedes von ihnen von radial auseinanderlaufenden Fäden umgeben. In solchen Fällen ist das Lininogenendkörperchen in 2, resp. mehrere Körperchen zerfallen, um einerseits während der nachfolgenden Kern- und Protoplasmasubstanztheilung im Protoplasma einen festeren Halt zu gewinnen, andererseits aber um noch mehr seine saftaufnehmende Oberfläche zu vergrössern.

Die Ernährung der Kernkörperchen liegt nicht nur den

Lininogenendkörperchen, sondern auch den äquatorialen Körperchen ob. Die letzteren bilden, wie es aus früherem ersichtlich ist, anfangs den inneren Bestandtheil der äquatorialen Körperchen des sogenannten Muttersterns. Bildet sich die Figur des Muttersterns, so können die Kernkörperchen, die in derem Bestandtheil enthalten sind, zweifellos sich selbständig ernähren. Zur Hebung ihrer Ernährung senden sie aus ihrer Lininogensubstanz nach allen Seiten, hauptsächlich im äquatorialen Zellgebiet Auswüchse aus. Diese Auswüchse lininogener Substanz, die den radial um die Lininogenendkörperchen auslaufenden Fäden gleichkommen, haben gleichfalls doppelte Bestimmung: sie fixiren jedes Kernkörperchen am auserlesenen Platz und tragen anfangs zu einer Fortbewegung desselben aus centralen Zelltheilen nach aussen hin bei. Ausserdem dienen sie gleichfalls als saftaufnehmende Fäden, die den Nährstoff ihrem Kernkörperchen zuführen. Das Ausbreitungsgebiet dieser Fäden entspricht hauptsächlich dem äquatorialen Theil der sich theilenden Zelle. Dieser Umstand erklärt sich dadurch, dass das äquatoriale Zellgebiet um diese Zeit am wenigsten von den saftaufnehmenden Fäden der Lininogenendkörperchen durchdrungen wird und somit am meisten Nährstoff den Kernkörperchen, die in ihm sich befinden, zustellen kann. Nach stattgefundener Kernkörperchen- und dem entsprechender Linin-Chromatinschleifentheilung in Tochterelemente, und nach dem Auseinanderrücken der letzteren zu den Lininogenendkörperchen, bleiben, wie wir gesehen haben, in der äquatorialen Ebene Lininogenkörperchen zurück. Diese äquatorialen Lininogenkörperchen bilden zusammen mit den sie umgebenden und fixirenden saftaufnehmenden Lininfäden die äquatoriale, netzartige Zelltrennungsplatte, die dazu dient, um 2 selbständige, entstehende physiologische Mutterzellgebiete von einander abzugrenzen. Die Zelltrennungsplatte bildet sich, wie aus Beobachtungen vieler Forscher zu ersehen ist, in gleicher Weise sowohl in der Thierals auch in der Pflanzenzelle. Man beobachtete viele allgemeine Erscheinungen, die die Bildung der genannten Platte begleiteten, konnte sich jedoch nicht die Entstehungsart derselben in der Thierzelle erklären. In einigen Fällen (meistentheils in Thierzellen) ziehen sich die Fäden der äquatorialen Zelltrennungsplatte in centripetaler Richtung zusammen und bilden dadurch am Aequator, d. h. in der Theilungsebene, eine Einschnürung des

protoplasmatischen Zellleibes. In anderen Fällen (hauptsächlich in Pflanzenzellen) vervielfältigen sich allmählich die Elemente der äquatorialen, netzartigen Zelltrennungsplatte und geben schliesslich eine dichte, compacte Scheidewand (celluläre), die die beiden sich formirenden Tochterzellen separirt. In den erstgenannten Fällen theilen sich die Lininogenkörperchen der Zelltrennungsplatte, und dann spalten sich die mit ihnen zusammenhängenden Lininfäden und treten in den Bestand der entsprechenden Tochterzellen ein. In den anderen Fällen (bei den Pflanzen) bleiben alle Elemente der äquatorialen Zellplatte für immer an ihrem Ort und trennen beide Tochterzellen.

Sobald die äquatorialen Kernkörperchen mit ihren entsprechenden Linin-Chromatinschleifen in äquatoriale Lininogen- und in Chromatinogenkörperchen mit Linin-Chromatintochterschleifen zerfallen und letztere zu dem entsprechenden Lininogenendkörperchen auseinandergehen, beginnt die Bildung des Tochterkerns. Vor allem findet eine Verschmelzung der Chromatinogen- mit dem Lininogenendkörperchen statt, und es bildet sich so das Tochterkernkörperchen.

Beim Bildungsprocess der Tochterzelle hat die Bildung des Tochterkernkörperchens die grösste Bedeutung, der Kern jedoch in seiner vollendeten Form, im sogenannten Ruhezustand, vertritt schon das Stadium des vollendeten Kernkörperchentheilungsprocesses und die begonnene specifische Lebensthätigkeit. Durch die Thätigkeit des Kernkörperchens erscheint erstens die Kernmembran, zweitens aber verwandelt sich das Chromatin aus seinem Ruhezustande in eine active Substanz. Hiermit findet der Bildungsprocess seinen Abschluss.

Indem wir unsere Aufmerksamkeit auf die Bedeutung der achromatischen Theilungsfigur, d. h. der Spindel der Attractionssphären mit dem Centrosoma der Sterne, die die Sphären umgeben und die der Zellplatte richten, sehen wir, dass alle diese Theile, die zusammen ein Ganzes bilden und organisch von einander untrennbar sind, dazu dienen, um nach Möglichkeit den angebahnten Vermehrungsprocess zu vollenden. Nach allgemeinem biologischem Gesetz gestalten sich für die Vermehrung eines Wesens die Bedingungen am günstigsten da, wo die betheiligten Factoren unter möglichst günstige Ernährungsbedingung gestellt sind. In der Zellvermehrungsart durch mitotische Theilung sehen wir,

dass der ganze verwickelte Aufbau der sich theilenden Zelle in dem Streben beruht, den wichtigsten Elementen, denen im Vermehrungsprocess die Hauptrolle zusteht, eine möglichst gute Ernährung zukommen zu lassen. Der ganze Ernährungsmechanismus in der sich theilenden Zelle ist so gestaltet, dass jedes Kernkörperchen unter allen Bedingungen denselben Zufluss von Nährstoff wie alle übrigen erhält. Dieses stimmt für jede Entwicklungsphase des Kernkörperchens und wird durch das äusserst zusammengesetzte System von saftleitenden Fäden, die sich zwischen den einzelnen Lininogen- und Kernkörperchen hinziehen, sicher gestellt. Falls aus irgend welchen Gründen ein Theil des Zellprotoplasmas mehr Nährstoff beziehen würde als ein anderer, so könnte diese unregelmässige Nährstoffvertheilung infolge des vorhandenen Mechanismus wohl kaum einen ungünstigen Einfluss auf die einzelnen Zelltheile ausüben; eine Unregelmässigkeit in der Anordnung der Nährstoffe im Protoplasma wird mit Hilfe der Lininogenkörperchen und der saftleitenden Fäden für die sich theilenden Kernkörperchen wieder aufgehoben. Auf diese Weise erhalten schliesslich alle Kernkörperchen der sich theilenden Zelle eine gleiche Menge Nährstoff, arbeiten eine gleiche Menge qualitativ gleichen Chromatins aus und liefern schliesslich zwei, in allem vollkommen gleiche Tochterzellen.

Die achromatische Theilungsfigur hat nicht nur als Nährungsmechanismus, sondern ebenso als Mechanismus zur Fortbewegung von Substanzen in der sich theilenden Zelle ihre Bedeutung. Wir sahen bereits, dass das äussere Lininogenkörperchen nach dem Verlassen des Kerns im Protoplasma die Kernkörperchen zu der ihm nächstliegenden Kernoberfläche hin anzieht; später zerfällt es selbst in 2 Lininogenendtochterkörperchen, die nach entgegengesetzten Richtungen im Protoplasma rücken und zur selben Zeit die Kernkörperchen im Kern, dessen Membran bereits zerfallen ist, aus der Peripherie zum Centrum mit sich ziehen und sie in eine äquatoriale Ebene zusammengruppiren. Hier theilen sich die Kernkörperchen in äquatoriale Lininogenkörperchen, die am Orte verbleiben, und in Chromatinogenkörperchen, die sich zu den Lininogenendkörperchen, von diesen durch Linin-Bindefäden angezogen, hinbewegen. Die Lininogenendkörperchen selbst befestigen sich, um diese Anziehung ausüben zu können, an ihrem Platze im Protoplasma, indem sie Lininfäden von sich ausscheiden

und mit diesen am netzartigen Protoplasmagerüste haften. Unterdessen bereiten die äquatorialen Lininogenkörperchen die Protoplasmaeinschnürung vor und bilden in ihrer Lageebene die äquatoriale, netzartige Zelltrennungsplatte. Diese Lininplatte zieht sich mit der Zeit in centripetaler Richtung zusammen und erregt dadurch eine Protoplasmaverdichtung, die in einer Einschnürung zu Tage tritt. Durch diese Einschnürung erfolgt die Protoplasmatheilung der Mutterzelle. Die Theilung des Protoplasmas geschieht indessen nicht nur durch jene Verdichtung, die durch Contraction der Zelltrennungsplatte hervorgerufen wird, sondern ebenso infolge einer Attraction, die die Lininogenendkörperchen durch ihre sich zusammenziehenden Lininspindelfäden auf die genannte Platte ausüben. Wie gross die Anziehungskraft ist, die von den Lininogenendkörperchen ausgeht, ersieht man daraus, dass bisweilen in der Polgegend der Zelle das netzartige Fasergerüst des Protoplasmas sich ablöst, an welchem die das Lininogenendkörperchen fixirenden Fäden haften, ohne dabei die oberflächliche Schicht des Zellleibes, so zu sagen die Zellmembran, zu berühren (Fig. 67).

Die achromatische Zelltheilungsfigur dient somit nicht nur der Ernährung, sondern ebenso der Fortbewegung von Substanzen.

Einzelne Forscher bestehen darauf, dass der Zellkern seine abgeschlossene Eigenheit nicht nur im Ruhezustand, sondern auch im Theilungszustande bewahre (Carnoy, Pfitzner). In Wirklichkeit jedoch steht die Eigenart des sich theilenden Kerns mit folgendem in Beziehung. Die Ernährung des Kerns geht in der Zelle durch das Kernkörperchen oder, richtiger gesagt, durch dessen inneres Lininogenkörperchen vor sich. Zu diesem strömen längs den saftleitenden Lininfäden die Nährstoffe, die die Kernmembran aus dem umliegenden Protoplasma aufgenommen hat. Im Kernkörperchen gehen jene geheimnissvollen Verwandlungen der Substanzen vor sich, die ein Anwachsen der Zellsubstanzmasse zur Folge haben, deren Abfallsprodukte jedoch nach aussen in den Kernraum ausgeschieden werden und das, was man unter Zellsaft versteht, bilden. Während des mitotischen Zelltheilungsprocesses geht der Stoffwechsel mit grösserer Energie vor sich, wodurch das sich theilende Kernkörperchen und dessen Nachkommen in sehr grosser Quantität flüssigen Nährabfall ausscheiden. Dieser strebt von innen nach aussen und erweitert auf diese Weise die ganze Theilungsfigur. Hieraus erhellt, dass die Aus

dehnung der Kernmembran mit dem Zufluss der Nährstoffe zum Kernkörperchen im Zusammenhange steht. In der sich theilenden Zelle, wo die Kernmembran verschwunden ist und das Kernkörperchen und dessen Nachkommen blos ein System von Lininfäden umgiebt, wird die Flüssigkeit das letztere von innen nach aussen hin aufbauschen und dabei scharf die Grenze ihrer Anstauung gegen das umgebende Protoplasma markiren (Fig. 70, 71). Diese Gegend nun, welche scharf abgegrenzte Ränder im Protoplasma aufweist, wird für den Kern gehalten, der seine Unabhängigkeit auch während der Theilung bewahrt hätte.

C. Kurzer kritischer Ueberblick über die Theorien, die sich auf die mitotische Theilung beziehen.

Nachdem wir uns mit den Erscheinungen der mitotischen Zelltheilung und den leitenden Kräften bekannt gemacht haben, weisen wir auf literarische Angaben hin, die die vorhin dargelegte Theorie bestätigen und suchen etwaige scheinbare Widersprüche aufzuklären.

Flemming, obgleich er auch die Betheiligung des alten Kernchromatins an der mitotischen Kerntheilung zugiebt, hat zugleich bei aller seiner Vorsicht sich nicht enthalten können, die Abstammung des Chromatins im Allgemeinen von den Kernkörperchen zu behaupten. Er giebt aber darüber keine Aufklärung, welche Kräfte die schwach färbbaren Chromatinkörnchen, die in spärlicher Anzahl im netzartigen Lininkerngerüst zerstreut sind, zu regelmässigen Fäden zusammenthun; er erklärt ebenso wenig die chemischen Veränderungen des Chromatins, das unterm Einfluss entsprechender Reagentien aus einem schwachfärbbaren, dazu schnell und leicht entfärbbarem Zustand sich in eine intensiv färbende Substanz umwandelt, die keiner Entfärbung mehr unterzogen werden kann. Blochmann, Strasburger, Guignard, Meunier, Kultschitzky, Pfitzner, Omeltschenko, N. Czermak sprachen sich für die Entstehung des Chromatins aus dem Kernkörperchen aus. Strasburger sieht im ruhenden Kern einen langen nucleoplasmischen Faden, den das Nucleoplasma und die in ihm eingeschlossenen Mikrosomen — zu diesen rechnet er auch die Kernkörperchen — bilden. Meiner Meinung nach jedoch giebt, wie es aus dem Vorhergegangenen zu ersehen ist, der Kern dieses Bild nicht im Ruhezustande, sondern erst in einem der Anfangsstadien der Theilung. v. Beneden, O. Hertwig und Henneguy erkennen nur aus dem Grunde das Kernkörperchen vom Ascaris-Ei und das Kernkörperchen von Spirogyra nicht als Kernkörperchen an, weil diese bei der ferneren Entwickelung in Chromatinelemente übergehen. Kultschitzky,

Strasburger, Meunier und Henneguy aber bewiesen an denselben Objecten die Verwandlung dieser Körperchen von Spirogyra und Ascaris in Chromosomen. Dasselbe bewiesen ausser an diesen noch an anderen Objecten Blochmann, v. Beneden, O. Hertwig, Omeltschenko, N. Czermak. Die Kernkörpertheilung und sein Heraustreten aus dem Kern ins Protoplasma beobachteten Farmer, Karsten, Julin. Wager. Balbiani, Lavdowsky, Carnoy, Brauer, Zimmermann, O. Hertwig. Die meisten Autoren erkennen die Wiedergestaltung der Kernkörperchen in den Tochterkernen aus den Chromatinelementen an: Strasburger, Guignard, Zimmermann, Karsten, Mertens, O. Hertwig, Julin, Carnoy. Die Entstehung der Centrosomen aus dem Kernkörperchen lehren O. Hertwig, Karsten, Lavdowsky, Carnoy; den Kernursprung der Centrosomen im Allgemeinen erkennen: Fol, Hermann, Balbiani, Schewjakoff, Brauer, Demoor an. Viele Forscher zeigten, dass die Centrosomen um sich herum Sternfiguren formiren, unter ihnen: Fol, Flemming, O. Hertwig, Strasburger, v. Beneden, Boveri, Henneguy, Rabl, Hermann, v. d. Stricht. M. Heidenhain, Guignard. Das erste Auftreten der Spindel zwischen 2 auseinanderrückenden Tochtercentrosomen beschrieben Flemming, Hermann, Rabl, Brauer, Henneguy, O. Hertwig. Heidenhain, v. d. Stricht, Kostanecki und Siedlecki. Den Grund des Auftretens der Sternfigur brachte allein Flemming mit Ernährungserscheinungen in Zusammenhang. Die Bestimmung der Sternfigur, durch muskelfaserähnliches Zusammenziehen der Fäden die Tochterchromosomen nach ihrer Theilung polwärts hin zu ziehen, geben zu: v. Beneden, Boveri, Rabl, Henneguy, v. d. Stricht, Hermann, Kostanecki und Siedlecki. Alle sind darin einig, dass die von ihrer Sternfigur umgebenen Centrosomen selbständig im Eiprotoplasma sich fortbewegen können.

Die Zelltrennungsplatte beschrieben Strasburger, Fol, Guignard, v. Beneden, Balbiani, Bütschli, Carnoy, Flemming, Kostanecki, v. d. Stricht, Henneguy. Die Bildung der Zwischenkörper zeigten Flemming, Geberg, Kostanecki, v. d. Stricht, Eismond. Viele Autoren schreiben der ganzen achromatischen Theilungsfigur protoplasmatischen Ursprung zu; Demoor's Forschungen jedoch zeigten, dass auch bei paralysirtem Protoplasma in der sich theilenden Zelle achromatische Figuren entstehen; ihre Entstehung muss somit einer anderen Quelle zugeschrieben werden. Einigen wir uns mit den Forschern, die den Kernursprung der achromatischen Figur annehmen, so müssen wir die Frage aufstellen, welchen Kernelementen deren Ursprung zuzuschreiben sei? Einige weisen hier auf die netzartigen Kernfäden hin, wie wir es früher bereits gesehen haben, während sie die Centrosomen aus den Kernkörperchen entweder unmittelbar oder erst nach vorhergegangener Theilung und einigen stattgefundenen Veränderungen derselben entstanden wissen wollen. Den

Vorgang jedoch, wie ein verhältnissmässig kleiner Kern eine grosse Anzahl Achromatinfäden giebt und wie dessen Anwuchs geschieht, klärt Keiner auf.

Andere Gelehrte vermuthen, in Anbetracht der Unmöglichkeit, die Bildung der ganzen Achromatinfigur dem Kernlinin zuzuschreiben, dass das Protoplasma den Kern durch sein netzartiges Fadengerüst unterstütze. Die Frage nach der substantiellen Entstehung der achromatischen Figur bleibt somit bis jetzt ungelöst.

Fast dasselbe muss man auch in Hinsicht der Centrosomen sagen. Da sie constant im Protoplasma vorkommen, und da es unmöglich ist, ihre Entstehung zu verfolgen, schlossen Viele, dass die Centrosomen constante Grundelemente des Protoplasmas darstellen, gleichen Charakters, wie der Kern, die durch Theilung von Zelle zu Zelle weiter gegeben werden: „omnis centrosoma e centrosomate" (Zimmermann). Hierbei jedoch liessen sie einen sehr annehmbaren Einwand aus dem Auge. Stände nämlich die Sache so, dann müsste man in jeder Zelle, in jeder ihrer Lebensphase die Centrosomen sehen können, was jedoch noch Niemand nachgewiesen hat. Allerdings stellten in der letzten Zeit viele Forscher das Vorhandensein von Centrosomen in verschiedenen ruhenden Zellen fest; es muss jedoch zugegeben werden, dass das Zellen waren, deren Kerne sich noch in einer der Theilungsphasen befanden. Dem Kern muss man somit sich zuwenden, will man die Quelle der Centrosomen suchen. Einige wie Karsten, Lavdowsky, Carnoy beweisen direct, dass das Kernkörperchen selbst zum Theilungscentrosoma wird, indem es aus dem Kern ins Protoplasma tritt. Andere schreiben die Centrosomenbildung besonderen Körperchen zu, die aus der Kernkörpertheilung hervorgehen, noch Andere deuten auf besondere Bildungen im Kern hin, aus denen die Centrosomen hervorgehen sollen.

Wenn in der Frage der substantiellen Herkunft verschiedener Elemente der Theilungsfigur noch nichts Positives festgestellt ist, so muss man dasselbe um so mehr noch von der Bedeutung der Figurenelemente im Theilungswerk und in Hinsicht des ganzen Theilungsmechanismus sagen. Was stellt die Spindel vor? Welche Kräfte nehmen an ihrem Aufbau theil, wozu dient sie? Welche Bedeutung haben die Sterne, was lässt sie strahlen und wieder verschwinden? Und die Rolle der Centrosomen? Was sind die Attractionssphären, ihre Bedeutung? Welche Kräfte leiten die Fortbewegung des Chromatins und ballen es zu jenen merkwürdigen Figuren zusammen? Alles dies sind Fragen, die unwillkürlich von jedem selbst nur oberflächlich in die mitotischen Zelltheilungsgestalten Eingeweihten aufgeworfen werden. Wie schwer sie aber zu lösen sind, erhellt daraus, dass man bis jetzt noch keine Aufklärung erhalten hat, ungeachtet aller Versuche vieler hervorragender Gelehrter.

Die Bio-Mechaniker glaubten diese Fragen leicht lösen zu können. Durch Mischung mehrerer Substanzen erhielten sie auf experimentellem

Wege Gebilde, die dem Zellprotoplasma ähnlich waren und bemerkten unter gewissen Bedingungen in diesen Mischungen sternähnliche und zwischen diesen spindelähnliche Figuren. Sie bezogen dasselbe auch auf die Zelle und versuchten dieses als Erklärung für den Zelltheilungsmechanismus zu verwenden. Sie vergassen, dass „comparaison n'est pas raison". Sie mussten, nachdem sie ihre Theorie aufgestellt hatten, die Realität einzelner Facta, die eine Reihe Forscher darlegten, zurückweisen, wie z. B. die Existenz der Centrosomen, Attractionssphären, Sternfiguren und der Spindel, dem Chromatin aber besondere Eigenschaften zuschreiben. Wir wollen uns jedoch nicht darauf einlassen, die Unwahrscheinlichkeit der Bio-Mechanismustheorie zu beweisen, möge sie Eismond, einer ihrer eifrigsten Verfechter, selbst nennen: „Es ist höchst riskirt zu behaupten, dass das Centralkörperchen ein kinetisches Organ sei, geeignet zur Theilung und activen Fortbewegung zusammen mit dem mit ihm verbundenen Archoplasma der Autoren. Viel einfacher und wahrscheinlicher sei alles zu erklären, falls man nach Bütschli's Zellbautheorie annimmt, dass im Zellorganismus eine innere Decentralisation der Masse vorangehe; hierdurch entständen selbständige Sphären für die Lebensprocesse, die von verstärkten endokinetischen Vorgängen begleitet werden, welche sich zu einem centrirten System molecularer Bewegung zusammenthun und in einer aureolaförmigen Configuration des beweglichen Protoplasmagerüsts zum Ausdruck kommen. Zwischen solchen 2 Strahlen-Aureolen, die zusammen der Zelle das Bild eines bicentralen Baues verleihen, erscheint die mehr oder weniger deutlich hervortretende Spindelfigur, die eine gleiche Bedeutung hat, wie die Centralkörperchen mit ihren Strahlungen. Die Spindelfigur hat weiter keine morphologische Bedeutung; sie erscheint blos als structives Merkmal jener Decentralisationserscheinungen, denen centrirte, endokinetische Processe molecularer Art zu Grunde liegen." „Das Centrosoma stellt einen passiven Zellknotenpunkt dar; dieser kann nicht nur nicht den Theilungsprocess leiten, sondern kann sogar einer Verwandlung unterliegen und den Charakter eines vollkommen toten Zellleibtheiles annehmen." — „Centrosoma kann jedes beliebige Gebilde sein, der Kern, selbst ein Vacuole (hiermit geht noch weiter der Nachfolger Eismond's — Tur), jedoch nur in dem Falle, dass er einen Knotenpunkt des Zellmechanismus bildet." Die Chromosomen stellen keine festen Körper vor, sondern eher Anstauungen oder Strömungen von Nucleïnsubstanz, die sich im Lininkerngerüst bilden und sich offenbar, kraft rein molecularer Bewegungen, zu symmetrischen Figuren gruppiren. Man muss annehmen, dass während der Metakinese keine Spaltung stattfindet, sondern ein symmetrisches Auseinanderschwimmen der ursprünglich einfachen Nucleïnströmungen nach 2 Polpunkten im Mutterstern hin; dieses führt zur Verdoppelung der Anzahl."

Mitrofanoff half sich, um sich aus dem Labyrinth, das die Bio-mechanische Theorie mit sich brachte, herauszufinden, durch einen

„deus ex machina“, wodurch die Sache eine befriedigende Lösung finden sollte. Er muthet dem Chromatin eine eigene, selbstwirkende Eigenschaft zu, dank der dessen einzelne Theilchen selbständig längs dem Lininkerngerüst fortrücken können, dort von neuem auftauchen, wo sie früher nicht gewesen sind und spurlos an anderen Stellen verschwinden, aber ebenso auch Strahlenfiguren hervorrufen. Man sieht, dass die Bio-Mechaniker, nachdem sie alle Errungenschaften verworfen hatten, doch nichts Positives als Ersatz geben.

Der eben angeführten biomechanischen Theorie reiht sich eine andere an, die als Hauptfactor bei der Zelltheilung eine der magnetischen analoge Kraft anerkennt. Verfechter dieser Theorie sind Bütschli, Strasburger, v. Beneden, Boveri, O. Hertwig, Henneguy, Ziegler. — v. Beneden äussert sich folgendermaassen: A mon avis l'apparation des sphères attractives, du corpuscule polaire et des rayons qui en partent, y compris les fibrilles achromatiques du fuseau, sont le résultat de l'apparation de deux centres d'attraction comparables à deux pôles magnétiques dans le protoplasma ovulaire. Cette apparation entraîne un arrangement régulier des fibrilles treillisées du protoplasma et de la substance nucléaire achromatique par rapport à ses centres, de la même manière qu'un aimant provoque l'arrangement stellaire de la limaille de fer sur une feuille de papier sous laquelle se trouve placé l'aimant.“ Nicht vollkommen der magnetischen Kraft vertrauend in Fällen, wo es darauf ankommt, die Tochterchromosomen auseinander zu rücken und sie polwärts hin zu ziehen, muthen v. Beneden, Boveri u. a. den Fäden der Halbspindeln Zusammenziehungsvermögen zu, wodurch die genannte Fortbewegung bewerkstelligt werde. O. Hertwig sagt beinahe dasselbe wie E. van Beneden: „Zwischen Protoplasma und Kern finden während der Theilung Wechselwirkungen statt, um mich eines Gleichnisses zu bedienen, wie zwischen Eisentheilchen und einem beweglich aufgehängten Magneten. Durch die magnetische Kraft werden die Eisentheilchen polarisirt und dadurch veranlasst, sich in Radien um die Pole herum zu gruppiren. Auf der anderen Seite aber übt die Massenvertheilung des Eisens auf die Stellung des Magneten auch wieder einen richtenden Einfluss aus. In der Zelle erhalten die Wechselwirkungen zwischen Protoplasma und Kern ihren sinnenfälligen Ausdruck in der Entstehung der Polcentren und der früher beschriebenen Strahlenfiguren.“ Von diesen Annahmen ausgehend demonstrirte H. Ziegler 1895 auf dem deutschen Zoologencongress mit Hilfe eines starken Magnets und Eisentheilchen die Bildung der Centrosphären. Derartige Experimente, wenngleich auch interessant für solche, die in die Grundlagen der Physik eingeführt werden sollen, können unmöglich etwas in Hinsicht der Zelltheilungserscheinungen beweisen oder widerlegen. Fol erwiderte vollkommen richtig Bütschli und Strasburger, dass die Hypothese der einfachen Polanziehung, die eine Gruppirung der Dotterkörnchen hervorruft ohne deren Fortbewegung, unvereinbar ist mit den das Auftreten der Sterne begleitenden Erscheinungen: die

Bildung von Strahlenstreifen bedeutender Breite, die die mittlere Entfernung zweier Dotterkörnchen übertrifft, die deutlichen Umrisse der protoplasmatischen Strahlenfäden bei Einwirkung von Essigsäure auf Thierzellen — schliessen die Möglichkeit aus, in diesem Vorgang eine blose Polarisation der Molekeln zu sehen. Die Bio-Mechaniker können nicht durch ihre Theorie beweisen, weshalb vorzugsweise vor den übrigen Zellgrundelementen die Chromosomen zum Wirkungscentrum der Attractionskraft angezogen werden. Wären in der Zelle an Stelle eines — 2 Attractionsfocusse, so zögen letztere, jeder in seiner Sphäre wirkend, gleichmässig alle organisirten Theilchen an, mit den nächsten beginnend. Hierdurch fände blos eine Zelltheilung in 2 Gegenden mit selbständigen Attractionscentren statt; die Grundelemente der Mutterzelle wären zu den entsprechenden Centren herangerückt, ohne dabei jedoch die Gruppirung der einzelnen Theilchen in jeder Sphäre zu verändern. Auf diese Weise kann es nicht erklärt werden, weshalb die Chromosomen, die sich anfangs an der Oberfläche jeder Sphäre im Mutterstern befinden, hernach in deren centrale Theile hinrücken. Man müsste denn zugeben, dass die Attractionscentren ausschliesslich auf die Chromosomen wirken.

Einige Autoren sprechen von einer Anziehungs- und Abstossungstheorie oder der Stromtheorie. Dem Centralkörperchen schreiben sie abstossende und anziehende Kräfte zu, die alle Translocationen in der sich theilenden Zelle zu Wege bringen. Anfangs kommt die abstossende Kraft zum Ausdruck und erzeugt die Sternfigur und Fortbewegung des Chromatins in äquatoriale Zellgegenden, später aber die Anziehungskraft der Centrosomen, die nach Theilung des Muttersterns die Tochterchromosomen zu sich hinziehen. Eine Folge der Anziehung und Abstossung, die aus besonderen Centren hervorgehen, sind die Protoplasmaströme, die durch ihr Auftreten die Sternfigur, Spindel und Chromatinfortbewegung verursachen. Diese von Fol aufgestellte Stromtheorie wurde nachher einige Zeit von Strasburger aufrecht erhalten und wird, wenn auch nicht im ganzen Umfange, von Guignard, Plattner und Henneguy anerkannt. Diese Theorie befriedigte Viele nicht, und Flemming stellte seine Anziehungs-Abstossungstheorie auf (Diastole-Systole). Er vermuthete, dass im Centrum des Muttersterns irgend eine (gedachte) Kraft ruhe, die die Kern-Segmentwinkel anziehe, deren Enden aber abstosse und dabei die sternartige Segmentgruppirung aufrecht halte. Diese Kraft zerlege sich später in zwei Theile, welche nach entgegengesetzten Richtungen zu den Spindelpolen hin sich richten und dabei die einer jeder von ihnen näher gelegenen bogenförmigen Fäden mit sich ziehen. Die Bildung der Astrosphären sei auf eine andere Kraft zurückzuführen. Diese Theorie fand ebenso wenig Verbreitung.

Jetzt haben sich die meisten Gelehrten für die Anziehungstheorie ausgesprochen und verlegen die Anziehungskraft unbestimmten Charakters in die Centrosomen und die umliegende Attractionssphäre.

Unter dem Einflusse dieser Kraft formiren sich die Sternfiguren, geht die Bewegung des Chromatins vor sich. Uneinigkeit herrscht nur in folgender Frage: Bewegen sich die Tochterchromosomen polwärts längs den achromatischen Spindelfäden gleitend, oder senden die Attractionssphären Spindelfäden aus, die an den Chromosomen haften und nach deren Theilung in Tochterchromosomen sie, muskelfaserähnlich sich zusammenziehend, zum Pol hinziehen? Beide Auslegungen haben zahlreiche Verfechter. Strasburger und Häcker wollten den Charakter der Anziehungskraft bestimmen und sprachen sich dahin aus, dass die Centrosomen eine eigene Substanz ausscheiden, die einen chemotaktischen Einfluss auf die Chromosomen ausübt und sie zur polstrebenden Bewegung anregt. Diese Bio-chemische Theorie von der Anziehungskraft der Centrosomen und Attractionssphäre giebt ebenfalls lange nicht über alle Facta Aufschluss.

Ich will es unterlassen, alles hier zu besprechen und nur eine der wichtigsten Thatsachen erwähnen: Es bildet sich unmittelbar bei dem Centrosoma und der Attractionssphäre der Stern, dessen Strahlen in centrifugaler Richtung wachsen, und mit dessen Anwachsen die Attractionssphäre abnimmt; sie zerfällt, wie man annehmen muss, zu Gunsten des Sternstrahlenaufbaues. — Unlängst sprach Carnoy eine neue Hypothese aus und behauptete, dass die Hauptrolle bei der Theilung dem Kern und namentlich dem Kernkörperchen zufällt, welches nach seinem Ausscheiden aus dem Kern als Centrosom auftritt. Die Centrosomen lösen sich allmählich auf und verursachen durch chemischen Reiz eine Umwandlung aller Zellsubstanzen; hierdurch entstehen der sternartige Aufbau im Protoplasma und der spindelartige im Karyoplasma, die von einander ganz unabhängig sind. Der Kern hält während der ganzen Mitose seine absolute Unabhängigkeit von den Protoplasmasubstanzen aufrecht, die Kernkörperchen aber erscheinen als Hauptorganisatoren der Theilung. Sie verschwinden mit jeder Theilung und bilden sich neu aus Chromatinelementen bei Wiederherstellung der Tochterkerne; zwischen den Kernkörperchen existirt somit keine Nachfolgerschaft: die letztere gehört dem Chromatin an. Auch diese Theorie hat ihre schwachen Seiten. Die Annahme einer vollkommenen, selbständigen Eigenheit des Kerns während der Theilung stimmt nicht mit den Facta überein. Erscheinen die Sterne blos als Ausdruck von chemischer Einwirkung des Kernkörperchens auf das Protoplasma ohne jede andere Bedeutung, wie wäre dann das Ausbreiten der Strahlen nicht nur in der entsprechenden Zellleibhälfte, sondern ebenso deren Durchdringen in die andere Hälfte durch die Aequatorialplatte zu erklären? Unmöglich erscheint es auch, durch diese Theorie ein vollkommen festgestelltes Factum zu erklären — die Bildung der sogenannten „Hermann'schen Centralspindel".

In einem demnächst folgenden zweiten Theile werden wir die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge der Eizelle besprechen. Diesem 2. Abschnitte wird auch das Litteraturverzeichniss beigefügt werden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII u. XXIX.

Die Abbildungen sind theils schematisch, theils naturgetreu nach Präparaten entworfen, die nach der von mir veränderten Ziegler-schen Methode behandelt wurden. Deckgläschen wurden paarweise an den Ecken durch Siegellack zusammengeklebt und zwar so, dass zwischen ihren parallelen Oberflächen ein Capillarraum sich bildete. Die auf diese Weise präparirten und dabei sterilisirten Gläschen mit capillarem Zwischenraume, der mit einer ClNa-Lösung ausgefüllt war, wurden Meerschweinchen auf längere oder kürzere Zeit in den panniculus adiposus oder die Bauchhöhle gesetzt. Darauf wurden diese Gläschen sofort nach der Herausnahme in verschiedene Flüssigkeiten zur Fixation gelegt: (Solutio acidi osmici $^1/_4$—$^1/_2$ $^0/_0$, schwache Flemming-sche Lösung — verändert durch Fol —, Mischung von Pikrocarminlösung und Sol. acid. osmici $^1/_2$ $^0/_0$ aa u. a.) und in dieser von einander getrennt. Nach genügender, jedoch nicht allzustarker Fixirung der Präparate — bei einiger Uebung bestimmt man das nach Augenmaass — auch bei geringer mikroskopischer Vergrösserung, wozu man die Deckgläschen in einem kleinen Schälchen mit flachem Boden in der Fixirungsflüssigkeit schwimmen lässt, wurden die Deckgläschen nach ordentlicher Durchwaschung in Farblösungen, namentlich in Pikrocarmin gelegt. In Anbetracht dessen, dass im gegebenen Falle an der Gläschenoberfläche sich äusserst zarte Neubildungen befinden, muss man darauf besonders Acht geben, dass man das Fixirbad nicht zu lange wirken lässt. Ein Uebermaass äussert sich darin, dass alle Zellelemente und übrigen Gebilde in allen Theilen zusammenschrumpfen, zufällige Niederschläge von Eiweisssubstanzen aller Art sich bilden, die das Bild trüben und in bedeutendem Grade die Reaktion auf färbende Substanzen beeinträchtigen. Nach Färbung und Durchwaschung der Präparate wurden diese in eine Mischung von Glycerin und Wasser 3:1 gebracht. Das Studium der Präparate wurde mit Hülfe von Zeiss-schen Anachromaten vorgenommen. Zum Studium der indirecten Zelltheilung wurden ausser den speciell dazu gewählten Eiern von Ascaris megal. ein Vorrath von Präparaten mit Bildern der indirecten Theilung angewandt, die zu verschiedenen anderen Zwecken, nach verschiedenen, allgemein angenommenen Fixirungs- und Färbungsmethoden hergestellt waren. Zum Studium der ersten Befruchtungsphasen an Eiern von Ascaris megal. eignete sich Picrocarmin, obgleich ebenso mit Safranin schöne Resultate erzielt wurden. Für diese Objecte wurde die Methode van Beneden's angewandt; ist diese auch nicht ideal, so haben die übrigen, später vorgeschlagenen, auch ihre Mängel. Eine Beschreibung der Abbildungen ist im Text gegeben. Da die Schriftzeichen für alle Figuren gleich sind, so gebe ich hier nur eine allgemeine Erklärung:

l = Linin.
lf = Lininfaden.
flf = Lininfaden, fixirender.
nlf = Lininfaden, nutritiver.
ch, *chr* = Chromatin.
achr = altes Chromatin.
nchr = neues Chromatin.
chlf, *flch* = Linin-Chromatinfaden.
alch = Lininchromatinschleifen.
lg, *lgs* = Lininogensubstanz.
chg, *chgs* = Chromatinogensubstanz.
cchg = Chromatinogenkörperchen.
clg = Lininogenkörperchen.
clgä = äquatoriales Lininogenkörperchen.
clgc = gemeinsames Lininogenkörperchen,
clge = äusseres Lininінogenkörp.
clgp, *pclg* = Lininogenendkörperchen.
clgi = Lininogenzwischenkörp.
clgm = Membran des Lininogenkörperchens
n = nucleus (Kern).
nl = nucleolus (Kernkörperchen).
nll = Centralkörperchen im Nucleolus.
sf = Spindelfäden.
apl = altes Protoplasma.
npl = neues Protoplasma.
jz = junge Zelle.
zpl, *p* = Zelltrennungsplatte.
e = äussere Lininschicht.
s = Samenkörper.
vg = Keimbläschen.
sp = Polspindel.
me = äussere Membran.
mi = innere Membran.
si = Raum zwischen Dotter und Membran.
pz, *pz1* = erste Polzelle.
pz2 = zweite Polzelle.
sk = Samenkern.
ek = Eikern.

(Aus dem pathologisch-anatomischen Institut an der Kaiserlichen medicinischen Militär-Akademie zu St. Petersburg.
Direktor: Prof. Dr. K. N. v. Winogradow.)

Die ersten Entwicklungsstadien der Kaninchenplacenta.

Von

Dr. med. **Alexander Maximow.**

Hierzu Taf. XXX und XXXI.

Während der letzten fünf Jahre sind mehrere Arbeiten über die Kaninchenplacenta erschienen, welche alle zu mehr oder weniger von einander abweichenden Resultaten gelangen. Es

hat sich auch deswegen Strahl[1]) in seinem letzten Berichte über die Placentar-Anatomie dahin ausgesprochen, dass die Frage über die Morphologie und Entwicklung der Placenta der Nager und speciell des Kaninchens noch offen sei und vorläufig noch auf der Tagesordnung bleiben müsse. Nach der Erscheinung meiner Arbeit[2]) im Jahre 1897 haben sich mit dem Studium der Kaninchenplacenta drei Forscher beschäftigt: — Kossmann[3]), Opitz[4]) und besonders Marchand[5]).

Kossmann hat nur mehr gelegentlich ausser menschlichem Material auch die Placenta beim Kaninchen untersucht und kommt hinsichtlich derselben zu Anschauungen, die von denen der meisten übrigen Autoren verschieden sind, — er nimmt nämlich an, dass das Epithel der Uterusschleimhaut, welches sich in ein Syncytium verwandelt, am Aufbau der Placenta den hauptsächlichsten Antheil nimmt. Das Ectoblast, welches nach ihm am 8. Tage zwar mehrschichtig sein, aber nur aus abgegrenzten Zellen bestehen soll, bildet warzenförmige Vorsprünge in die plastische Masse des epithelialen mütterlichen Syncytiums. Dabei sollen die Capillarschlingen der Allantois, die die Axe dieser Vorsprünge bilden, die Ectoblastschicht auf rein mechanische Weise ausstülpen, sodass dieselbe immer dünner und dünner wird und in späteren Stadien nur mit Mühe zu finden ist, die Oberfläche der Zotten aber mit dem Uterin-Syncytium überzogen wird. Im letzteren bilden sich dann Lacunen, in

1) Strahl, Placentar-Anatomie. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet. Bd. VIII, über 1898; 1899.

2) Maximow, Zur Kenntniss des feineren Baues der Kaninchenplacenta. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 51.

3) Kossmann, Ueber das Carcinoma syncytiale und die Entstehung des Syncytiums in der Placenta des Kaninchens. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher und Aerzte. 69. Versammlung zu Braunschweig. 20.—25. Sept. 1897.

4) Opitz, Vergleich der Placentarbildung bei Meerschweinchen. Kaninchen und Katze mit derjenigen beim Menschen. Verhandlungen der Gesellschaft für Geburtshülfe und Gynäkologie zu Berlin. 10. Febr. 1899. Zeitschrift f. Geburtsh. u. Gynäkologie. Bd. 41, 1899.

5) F. Marchand, Beiträge zur Kenntniss der Placentarbildung. Die Placenta des Kaninchens mit Bemerkungen über die Placenta der Katze. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. Bd. 13, 1898.

welche sich das mütterliche Blut ergiesst. Die Anschauung Kossmann's über die Theilnahme des Uterusepithels an dem Aufbau der Placenta ist zweifellos unrichtig, da die degenerativen Vorgänge in diesem Epithel bekanntlich stets ganz klar und unzweideutig hervortreten. Auch bleibt die Ectodermschicht auf der Oberfläche der Zotten, wie ich es schon früher ausführlich dargethan habe, bis zum Ende der Schwangerschaft stets erhalten.

Opitz kommt in seiner Arbeit zu Ergebnissen, die den meinigen ziemlich ähnlich sind, scheint aber von meiner Arbeit keine Kenntniss zu haben, — wenigstens erwähnt er derselben mit keinem Worte. Nach ihm besteht das Ectoderm bei der Anlagerung des Eies aus zwei Schichten, — einer zelligen und einer plasmodialen, welch' letztere das degenerirte Uterusepithel resorbirt und dann in die Schleimhaut einwuchert, während die zellige Schicht Zotten bildet. Die oberflächlichen Gefässe der Schleimhaut verlieren nach Opitz ihr Endothel, das mütterliche Blut bespült in Folge dessen die Glycogenzellen ihrer Scheiden und ergiesst sich dann in die schon vorher gebildeten Lacunen im Plasmodium, deren System sich dann bei der Ausbildung der Placenta immer mehr entwickelt.

Marchand's Ergebnisse weichen hingegen von meinen früheren Resultaten, ausser in einigen Punkten von geringerer Bedeutung, über welche ich im Laufe meiner weiteren Schilderung berichten werde, in dem für die ganze Frage der Placentarbildung wichtigsten Punkte ab, nämlich in der Anschauung über die Entstehungsart der das mütterliche Blut führenden Räume im Innern der Placenta foetalis. Während ich, ebenso wie Duval, Minot, Opitz u. A., angenommen habe, dass der äusserste Zottenüberzug, die Syncytiumschicht, welche vom mütterlichen Blute umspült wird, embryonalen, ectodermalen Ursprungs sei, erklärt Marchand dieselbe für modificirtes Endothel der mütterlichen Blutgefässe.

Zum Studium der wichtigsten, frühesten Entwicklungsstadien der Kaninchenplacenta verfügte Marchand über 4 Präparate, die nur 3 Schwangerschaftsperioden angehörten, von denen zumal in einem Falle die Dauer der Gravidität noch nicht genau bekannt gewesen war; er besass einen Uterus von genau 8×24 Stunden, zwei von genau 11×24 Stunden und einen ungefähr 9—10 Tage alten. Wie ich hier gleich von vornherein bemerken

will, ist aber gerade dieser Zeitraum von der Mitte des 9. Tages bis zum Anfange des 12. für das Urtheil über die Bildung der mütterlichen Bluträume in der Placenta foetalis entscheidend, da im Laufe desselben sich in rascher Aufeinanderfolge die complicirtesten Veränderungen in der Placentaranlage vollziehen und die genannten Bluträume selbst entstehen. Schon im Uterus von 8 Tagen findet Marchand den Ectodermwulst aus 2 Schichten bestehend, aus einer inneren, in welcher das Epithel zwar verdickt und stellenweise mehrschichtig erscheint, die Zellgrenzen aber deutlich sind, und aus einer äusseren, syncytialen, welche eine continuirliche Protoplasmamasse mit eingestreuten Kernen vorstellt. Das Schleimhautepithel verändert sich in der Weise, dass es unter Vergrösserung und Zusammenfliessen der Zellkörper und Fragmentation der Kerne ein Syncytium bildet, und diese beiden Syncytiumschichten, die ectodermale und die uterine, verschmelzen mit einander und bewirken die erste Anlagerung des Eies an die Uteruswand.

Sowohl das eine, als auch das andere Syncytium sollen aber nach Marchand am eigentlichen Aufbau der Placenta keinen activen Antheil nehmen, — das fötale Plasmodium macht auf ihn auch den Eindruck einer sehr hinfälligen Bildung, welche keiner Wucherung fähig ist, — es geht grösstentheils schon während der Anlagerung zu Grunde. Das uterine Syncytium degenerirt nach Marchand ebenfalls, wie es auch von allen neueren Forschern (ausser Kossmann) allgemein angenommen wird. Im Uterus von 9—10 Tagen soll nach Marchand die active Rolle in den Wucherungsprocessen hauptsächlich der Zellschicht des Ectoderms angehören, — sie ist es, die unter starker Vermehrung der Zellen in das uterine Gewebe, zunächst in das noch erhaltene weiche uterine Syncytium eindringt, wobei dieses Hineinwachsen in verschiedener Art stattfinden soll, — erstens unter Bildung rundlicher, blasiger, heller, sich abschnürender Zellen mit einem oder mehreren Kernen, die in das uterine Syncytium eindringen, zweitens unter Bildung grösserer, vielkerniger, heller, blasiger Körper mit weichem Inhalt und membranöser Umhüllung, die aus den kleinen vorhergenannten Zellen hervorgehen und tief in das Syncytium, sogar in das gelockerte Schleimhautgewebe hineindringen können, und drittens in Form grösserer, kompakter Zellwucherungen, welche aus deutlichen

Epithelzellen bestehen und sowohl in das Syncytium, als auch in die inzwischen bereits stark veränderte zellreiche Grundsubstanz einwachsen. In diese letzteren Ectodermfortsätze dringen dann später aus der Allantois fötale Blutgefässe ein.

Während aller dieser Vorgänge verändert sich auch die Schleimhaut selbst in tiefgreifender, von anderen Autoren schon mehrmals beschriebener Weise, und besonders die Gefässe derselben, welche sich in den tieferen Schichten mit mächtigen, aus Glycogenzellen bestehenden Scheiden umgeben, in den oberflächlichen aber eng, capillarenähnlich bleiben und eine sehr dünne, fast nur aus Endothel und spärlichen Glycogenzellen bestehende Wandung erhalten. Nach Marchand entstehen die Bluträume der Placenta foetalis anfangs als Vacuolen innerhalb des Ectoderms und der aus ihm in Verbindung mit anderen Elementen (Gefässscheiden etc.) hervorgegangenen zellreichen Schicht an der Oberfläche der Schleimhaut, und diese Hohlräume füllen sich mit mütterlichem Blut von den beschriebenen oberflächlichen Schleimhautgefässen aus, die mit ihnen in Folge von Auflockerung ihrer Wandungen in Verbindung treten. Am Anfange ihrer Entstehung sind also nach Marchand die Bluträume der Placenta foetalis doch von Elementen des Ectoderms begrenzt. Nachträglich sollen sie aber eine zellig-protoplasmatische Auskleidung erhalten, welche von den gewucherten Endothelzellen der mütterlichen Gefässe ausgeht. Die Möglichkeit einer Auskleidung der Lacunen von Seiten des Ectoderms oder des mütterlichen Epithels ist nach Marchand auszuschliessen.

Nachdem ich auf solche Weise die Ergebnisse der Arbeit von Marchand geschildert habe, werde ich zu den Resultaten meiner eigenen neuen Untersuchungen übergehen; bei der Schilderung derselben werde ich noch oft auf die Angaben des genannten Forschers Bezug nehmen müssen.

Obwohl ich nach Kenntnissnahme von Marchand's Arbeit schon auf Grund meiner früheren Präparate in manchen wichtigen Beziehungen mit ihm nicht einverstanden sein konnte, hielt ich es doch für angemessen, ein neues, vollständigeres und vollkommneres Untersuchungsmaterial zu sammeln und es entsprechend zu verarbeiten. Für meine Zwecke brauchte ich Stadien der Placentaentwicklung, welche älter als 11 Tage waren, nicht; nach dieser Frist finden principiell neue Ereignisse von für das

Verständniss des Wesens der Placentarbildung grundlegender Wichtigkeit nicht mehr statt, — es entwickeln sich vielmehr nur die schon früher entstandenen Theile des Placentargewebes und insbesondere die das mütterliche Blut führenden Räume in der Placenta foetalis weiter. Diese späteren Stadien können uns also hier nicht mehr interessiren, da sie zumal auch schon von mir in meiner früheren Arbeit ausführlich beschrieben worden sind.

Ich liess also brünstige Kaninchenweibchen (gewöhnlich ca. 1 Monat nach vorhergehendem Wurf, nach welchem sie weder mit einem Männchen zusammengekommen waren, noch ihre Jungen gesäugt haben, — was auch, wie es scheint, für erfolgreiche Befruchtung von Wichtigkeit ist) durch Kaninchenböcke belegen und merkte mir genau den Zeitpunkt, in welchem der erfolgreiche Coïtus stattgefunden hat, den man an besonderen charakteristischen Bewegungen, die das Weibchen und das Männchen am Ende des Actes ausführen, leicht erkennen kann. Das Männchen wurde sofort entfernt und das Weibchen dann nach einer bestimmten Frist durch Nackenschlag getötet.

Auf die beschriebene Weise kam ich in Besitz von folgendem Material: Schwangerschaft von genau 8×24 Stunden — 2 Thiere; von genau 9×24 Stunden — 1 Thier; von genau 10×24 Stunden — 2 Thiere und von genau 11×24 Stunden — 2 Thiere. In jedem von diesen Fällen befanden sich im Uterus mehrere (3—8) Eikammern. Ausserdem habe ich bei einem genau 8×24 Stunden schwangeren Kaninchen nach ausgeführter Laparotomie das eine Uterushorn mit den darin befindlichen 3 Eikammern entfernt und das Thier dann noch 2 Tage lang leben lassen. Bei der Eröffnung der Bauchhöhle beim getöteten Thiere fand ich dann die übrigen 3 im anderen Horn befindlichen Eikammern ganz normal und entsprechend vergrössert, während auch das Peritoneum und die Bauchwunde ganz rein aussahen; an diesem einen Thiere konnte ich also sogar 2 Schwangerschaftsstadien, — ein 8- und ein 10-tägiges — erhalten.

Besonderen Werth legte ich ferner auf die Fixirungsmethoden, da sie bei der Untersuchung von so zarten und complicirten Geweben, wie das der Placenta, unzweifelhaft von grosser Wichtigkeit sind. Bei der Untersuchung der frühesten Stadien der Placenta-Entwicklung kommt es eben darauf an, sowohl möglichst rasch und tief eindringende, als auch die Gewebselemente mög-

lichst naturgetreu fixirende Mittel zu verwenden. Während ich nun bei meiner früheren Arbeit in den frühesten Stadien die Wand des Uterushornes gewöhnlich noch in frischem Zustande entfernte und den Placentarwulst dann mit der Placentaranlage und dem darauf liegenden Embryo in toto mittelst einer Scheere herausschnitt und hauptsächlich in Hermann's oder Podwyssotzky's Flüssigkeit fixirte, wandte ich jetzt ein etwas abweichendes Verfahren an.

Bei einem Theil der Eikammern unterband ich zunächst in einem jeden Falle nach Eröffnung der Bauchhöhle das Mesometrium mit den darin verlaufenden Gefässen, um die natürliche Füllung der Bluträume in der Placenta unverändert zu erhalten. Dann unterband ich noch von beiden Seiten der Eikammer das Uterushorn, schnitt die ganze abgebundene Eikammer heraus und legte sie in die Fixirungsflüssigkeit. Nach 5 Minuten machte ich dann mit dem Rasirmesser in dem nunmehr hart gewordenen, antimesometralen, der Obplacenta entsprechenden Theile der Uteruswand einen Einschnitt, bog das angeschnittene Stück wie einen Deckel etwas ab, um der Flüssigkeit freien Eintritt in das Innere der Eikammer zu schaffen und legte das ganze Präparat wieder in die Fixirungsflüssigkeit ein. Bei dem anderen Theil der Eikammern verfuhr ich auf solche Weise, dass ich nur das Mesometrium, nicht das Uterushorn selbst unterband, die Uteruswand an der antimesometralen Seite der Länge nach mittelst einer Scheere spaltete und das Präparat dann fixirte.

Als Fixirungsflüssigkeit gebrauchte ich hauptsächlich warme (37°) Zenker'sche Flüssigkeit, die, wie ich Marchand gegenüber behaupten möchte, leichter als reine Sublimatlösung eindringt, und dabei viel vollkommener fixirt. Ausserdem wurden von jedem Thiere 2 Eikammern in der Podwyssotzky'schen Flüssigkeit (Flemming'sche Flüssigkeit mit Zusatz von Sublimat) fixirt.

Während des Verweilens der Präparate in Alcohol wurden von den Stückchen alle überflüssigen, beim Schneiden störenden Theile, insbesondere die Muscularis, vorsichtig entfernt, die Präparate dann in Paraffin eingebettet und in zur Uterusaxe senkrechter Richtung geschnitten. Von jedem Falle wurde wenigstens je eine Eikammer (von den in Zenker'scher Lösung fixirten) in eine vollständige, die ganze Placentaranlage umfassende Schnitt-

serie zerlegt. Die Dicke der Schnitte, die nach Zenker's Fixirung mit Hämatoxylin-Eosin, nach Podwyssotzky's mit Saffranin-Lichtgrün gefärbt wurden, betrug abwechselnd 5 oder 7,5 μ.

Da es mir in der vorliegenden Arbeit hauptsächlich nur auf die genaue Darstellung der Morphologie der frühesten und wichtigsten Stadien der Bildung des Placentargewebes beim Kaninchen und speciell auf die Feststellung des Ursprungs und der Bedeutung aller Theile desselben ankommt, so werde ich während der Schilderung der einzelnen Stadien der Beschreibung gewöhnlich einen bestimmten Schnitt aus der ganzen Serie zu Grunde legen, aus demjenigen Theile der Placentarstelle, wo sich die Wucherungsprocesse am frühesten bemerkbar machen und auch in den späteren Stadien am stärksten und am typischsten entwickeln. Es bieten nämlich, wie bekannt, die Processe der Bildung des Placentargewebes an verschiedenen Stellen der das hintere Ende des Embryo halbmondförmig umgebenden area placentalis einige, allerdings nicht principiell wichtige Unterschiede, besonders in Bezug auf den Entwicklungsgrad, den das ectodermale Plasmodium erreicht. Diese Beziehungen haben unter Anderem auch in der Arbeit von Marchand genügende Berücksichtigung gefunden und können von mir nicht weiter beachtet werden, da sie zumal, wie gesagt, für die Entscheidung der Frage über die Herkunft und Bedeutung der einzelnen Theile des Placentargewebes nicht wichtig sind. Am klarsten treten nach meiner Meinung die für uns jetzt wichtigen Verhältnisse an Schnitten hervor, die das hintere Drittel der Embryonalanlage unweit von der Stelle, wo die beiderseitigen Ectodermwülste, das hintere Ende des Primitivstreifens halbmondförmig umfassend, in einander übergehen, treffen; in der Mitte sehen wir an solchen Schnitten die Embryonalanlage über der mesometralen Schleimhautfurche liegen, rechts und links von derselben befinden sich die gewöhnlich nicht ganz gleich stark ausgebildeten Ectodermwülste, die der Oberfläche der Placentarfalten der Uterus-Schleimhaut anliegen.

Schwangerschaft von 8×24 Stunden.

Diese beiden mesometralen Placentarfalten der Schleimhaut sehen stark angeschwollen aus; diese Anschwellung hängt vorläufig nur zum kleinsten Theil von Vermehrung der Bindegewebs-

zellen der Mucosa ab, vielmehr ist solches durch bedeutende Erweiterung der Gefässe und hauptsächlich durch äusserst starke Quellung der Zwischensubstanz des Bindegewebes bedingt.

Diese während des Lebens wahrscheinlich halbflüssige Zwischensubstanz stellt an fixirten Präparaten stellenweise eine feinkörnige, meistens aber eine von zahlreichen, wellig verlaufenden, oft filzartig verflochtenen Fasern durchzogene Masse (Fig. 1, *Gs*) vor, in welcher in verhältnissmässig spärlicher Anzahl spindel-, sternförmige oder rundliche, ziemlich grosse Bindegewebszellen (*Bgz*) liegen, deren Ausläufer mit den Fasern der Grundsubstanz manchmal in directer Verbindung zu stehen scheinen. In diesen Zellen sind hin und wieder vorläufig noch ziemlich seltene Mitosen zu finden.

Die Gefässe sind durchweg sehr dünnwandig, — ihre Wand besteht eigentlich nur aus einer Schicht gewöhnlicher Endothelzellen, die noch nicht hypertrophisch aussehen, aber schon hin und wieder Mitosen aufweisen. Die Gefässe der tieferen Schichten der Placentarfalten, welche sich später (vgl. meine frühere Arbeit) zur Placenta materna mit ihren riesig breiten Bluträumen ausbilden, sind schon jetzt ziemlich weit, während in den oberflächlicheren Schichten zwischen den Drüsen die Gefässe zwar etwas zahlreicher, aber dafür viel enger sind und hier, da sie ebenfalls eine einfache Endothelwand haben, mehr gewöhnlichen, nur etwas dilatirten Capillaren gleichen (Fig. 1, *mg*).

Schon in diesem Stadium sieht man an vielen, übrigens sehr ungleichmässig vertheilten Stellen, wie sich die Bindegewebszellen der Schleimhaut an die Gefässwandungen von aussen anzulagern anfangen, wobei sie sich mit den Endothelzellen eng verbinden und an manchen Stellen sogar zwischen dieselben eintreten, sodass sie dann an das Lumen direct grenzen. Diese Anlagerung von Bindegewebszellen an die Gefässwand ist besonders in den tieferen Schichten der Placentarfalten in der Umgebung der grossen, weiten Gefässe deutlich ausgeprägt, wo an manchen Stellen die Gefässwand schon mit einer 2- oder sogar 3-schichtigen Reihe von protoplasmareichen Bindegewebszellen bekleidet erscheinen kann, sie fehlt aber auch in den oberflächlichsten Schichten zwischen den Drüsen nicht (Fig. 1, *Bgz*); hier erleiden die dünnwandigen Capillaren durch die Vermehrung ihrer Endothelzellen und noch mehr durch die Anlagerung der

sich ebenfalls vermehrenden Bindegewebszellen augenscheinlich ein starkes Längenwachsthum, welches übrigens in den späteren Stadien, wie wir sehen werden, noch deutlicher hervortritt, sodass ihre Schlingen sich in Folge dessen immer weiter bis an die äusserste Oberfläche der Schleimhaut vordrängen. In diesen oberflächlichen Gefässen wird man auch oft Stellen gewahr, wo das Lumen schon nicht nur von Endothelzellen, sondern auch von dazwischen getretenen Bindegewebszellen begrenzt erscheint; natürlich kann solches zum Theil auch davon abhängen, dass sich einige Endothelzellen, wie es auch thatsächlich geschieht, etwas hypertrophiren und dann den umgebenden Bindegewebszellen durchaus gleichen. Es muss noch bemerkt werden, dass die sich an die Gefässwände anlagernden Zellen immer etwas hypertrophiren, eine schärfere Begrenzung ihres Zellleibes erhalten und schon im vorliegenden Stadium, besonders in den tieferen Schichten, im Protoplasma helle, von Glycogen eingenommene Räume aufweisen.

Das Epithel der Drüsen in den Placentarfalten ist in den tieferen Abschnitten derselben noch wenig verändert, — die Zellen haben kubische Form und sind von einander deutlich abgegrenzt; je näher zur Oberfläche der Schleimhaut, desto dicker wird aber der Epithelsaum, was von der Zunahme der Protoplasmamasse in einer jeden einzelnen Zelle abhängt. Die Zellen werden höher, erhalten am freien Ende oft kolbenartige Verdickungen, ihr Protoplasma wird lockerer und färbt sich intensiv mit Eosin, zugleich fangen auch die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen an undeutlich zu werden, sodass die letzteren gruppenweise verschmelzen und dadurch grosse, vielkernige Zellen bilden, an deren freier Oberfläche noch deutlich der Flimmerbesatz zu sehen ist (Fig. 1, *Uep*). Die Kerne verändern sich, wie es schon von vielen Autoren beschrieben worden ist, in der Weise, dass sich ihr ganzes Chromatin in Form von kleinen Körnchen an der Kernwand ansammelt; sie erhalten hierdurch ein bläschenförmiges Aussehen, verlängern sich dabei gewöhnlich, werden oval, und zeigen manchmal an ihrer Oberfläche unregelmässige Vorsprünge und Einsenkungen; unzweifelhafte Erscheinungen der Fragmentirung und Auftreten von Scheidewänden in denselben, was nach Marchand die Vermehrung der Zahl der Kerne erklären soll, sind aber nur selten zu finden.

Die beiden Ectodermwülste bestehen aus hohem, mehrschichtigem Cylinderepithel mit zahlreichen Mitosen, welches allmählich in das niedrige cubische Epithel des übrigen Ectoderms übergeht; die äusseren Abschnitte der oberflächlich liegenden Zellen sind kolbig verdickt und an den Randpartieen der Ectodermwülste kann man beobachten, wie solche Zellen, aus dem Niveau der übrigen hervortretend und miteinander zusammenfliessend, klumpenförmige, verschieden grosse, sich dunkel färbende, an der äusseren Fläche des Ectoderms gleichsam hervorknospende Protoplasmamassen mit zahlreichen Kernen bilden. Bei der Entstehung dieser riesenzellenähnlichen Gebilde erleiden die Kerne der ectodermalen Epithelzellen eine beträchtliche Hypertrophie: sie vergrössern sich, bekommen eine rundliche oder ovale Form, enthalten nunmehr 1 oder 2 sehr grosse Nucleolen mit knospenförmigen Vorsprüngen und bestehen aus einem deutlichen Lininnetz mit sehr zahlreichen, groben Chromatinkörnchen. Es ist dies derselbe Vorgang der Hervorknospung von riesenzellenähnlichen vielkernigen Gebilden aus dem ectodermalen Epithel, wie ich ihn für die Periplacenta in den späteren Schwangerschaftsstadien schon früher eingehend beschrieben habe.

In den mittleren Abschnitten der Ectodermwülste hat sich an der äusseren Fläche derselben aus den beschriebenen Gebilden schon eine einheitliche, stellenweise sehr dicke, dunkelgefärbte und granulirte Protoplasmaschicht mit zahlreichen grossen, chromatinreichen Kernen gebildet, — ein echtes ectodermales Syncytium (Fig. 1, *pb*). Während man nun in zahlreichen Stellen auch im Bereiche dieser mittleren Abschnitte der Ectodermwülste immer neue Zellen des wuchernden Epithels unter Hervorknospung und Verschmelzung die Masse des Syncytiums vergrössern sieht, scheint das letztere an anderen Stellen eine gewisse Selbständigkeit zu erhalten: es trennt sich durch eine Reihe von Vacuolen oder durch einen dünnen Spalt von der Zellschicht und bildet syncytiale Massen, die, wie es scheint, einer Eigenbewegung und einer in gewissem Maasse selbständigen Existenz fähig sind. Diese ectodermale Syncytiumschicht bewirkt nun die erste Anlagerung des Eies an die Uteruswand; solches geschieht aber wahrscheinlich immer nicht ganz symmetrisch von beiden Seiten des Embryo und nicht auf der ganzen Oberfläche der area placentalis zugleich. Die Anlagerung fängt gewöhnlich

irgendwo an einem begrenzten Bezirke an und verbreitet sich erst nachher, natürlich sehr rasch, auf die übrige Fläche; wenigstens war dieser Process in allen meinen Fällen vom angegebenen Stadium in den Schnitten nur auf der einen Seite angebahnt, obwohl der betreffende Bezirk (Fig. 1) auch grösser war, als im Falle von Marchand (vgl. seine Fig. 5). Während also auf der einen Seite der Ectodermwulst frei über die Oberfläche der Placentarfalten dahinzieht und zwischen dem ectodermalen Syncytium und dem in der oben beschriebenen Weise veränderten Oberflächenepithel der Schleimhaut sogar Reste der Membrana pellucida und körnige Eiweissmassen zu sehen sind, liegt auf der anderen Seite der Ectodermwulst mit seiner syncytialen Schicht der Oberfläche der Schleimhaut auf einer grösseren oder kleineren Strecke schon unmittelbar an (Fig. 1); hier erscheint die Schicht des ectodermalen Plasmodiums (*pb*) mit dem Schleimhautepithel bereits verklebt und während die erstere dabei vorläufig ohne besondere Veränderungen bleibt, verändert sich das letztere sehr bedeutend: der Flimmerbesatz verschwindet, das Protoplasma schwillt noch stärker an, wird sehr locker und es schwinden jetzt endlich jegliche Grenzen zwischen den mehrkernigen Zellen, — es entsteht ebenfalls eine continuirliche Protoplasmaschicht mit grossen Massen von gewöhnlich eiförmigen, bläschenähnlichen Kernen (Fig. 1, *Uep'*). In diesem Syncytium findet man jetzt, ebenso wie auch später, oft runde, helle, scharf begrenzte Zellkörper mit mehreren Kernen, die durchaus den bläschenförmigen Kernen des Uterinepithels gleichen. Es sind dies also nicht etwa eingedrungene Ectodermzellen (vgl. Marchand l. c. p. 24), sondern Epithelzellen, die mit den übrigen aus irgend welchem Grunde nicht verschmolzen sind. Auch in der ectodermalen Syncytiumschicht findet man hin und wieder, wenn auch selten, scharf begrenzte Zellen liegen, sie sind aber mit den eben genannten nicht zu verwechseln, da sie niemals tief in das mütterliche Gewebe eindringen und ectodermalen Epithelzellen vollkommen gleichen.

Obwohl das ectodermale und uterine Syncytium mit einander innig verkleben, sind sie jetzt doch noch sehr leicht von einander zu unterscheiden; zwischen dem einen und dem anderen befindet sich an vielen Stellen noch eine Schicht von besonders grossen und dichtgedrängten hellen Vacuolen, das Protoplasma

des ersteren ist ferner viel dichter und dunkler und die ectodermalen Kerne zeichnen sich endlich sofort durch ihre bedeutende Grösse und starken Chromatingehalt mit den grossen Nucleolen aus und bilden eine ganz besondere, der Masse der uterinen Epithelzellenkerne parallel liegende Schicht. Nach der Verschmelzung wird, wie es scheint, die Selbständigkeit des ectodermalen Syncytiums noch bedeutender, als früher; während es zwar nach wie vor fortwährend neue Zellen aus dem wuchernden Epithel erhält (Fig. 1, links), erscheint der (jedenfalls nur zum kleinsten Theil auf die Contraction in Folge von Fixirung zurückzuführende) Spaltraum zwischen ihm und dem Epithel an vielen Stellen (Fig. 1, *x*) sehr deutlich.

Von einer begrenzten Stelle aus verbreitet sich dann die Verklebung des Ectoderms mit der Schleimhautoberfläche sehr rasch über die ganze Ausdehnung der Placentarstelle, besonders über deren hintere Abschnitte.

Wie aus der angeführten Beschreibung erhellt, gebe ich Marchand darin vollkommen Recht, dass sich beim Kaninchen an der Oberfläche der Ectodermwülste ein echtes ectodermales Syncytium noch vor der Verklebung derselben mit der Schleimhaut bildet. Meine früheren irrigen Angaben über das Auftreten des ectodermalen Plasmodiums erst in späteren Stadien beruhen darauf, dass ich damals vornehmlich osmiumsäurehaltige Fixirungsflüssigkeiten gebrauchte, welche die Unterschiede zwischen dem uterinen und dem ectodermalen Plasmodium nicht scharf genug hervortreten lassen, und ferner darauf, dass sich beim Herausschneiden des Placentarwulstes mit der Placentaranlage im frischen Zustande die mit dem Uterusepithel verklebte syncytiale Schicht des Ectoderms sich sehr leicht vom letzteren loslöst und dann desto leichter mit dem uterinen Syncytium verwechselt werden kann. Diese falsche Auffassung musste dann in der Beobachtung derjenigen Abschnitte der Placentarstelle, wo sich in späteren Stadien das Ectoderm am Anfang thatsächlich ohne eine deutlich ausgebildete Syncytiumschicht an die Schleimhaut anlagert, eine weitere Stütze finden.

Schwangerschaft von 9×24 Stunden.

Marchand hat augenscheinlich über dieses Stadium nicht verfügt, da in dem von ihm beschriebenen, 9—10 Tage alten

Falle in der Mitte der Placentarstelle schon die Bluträume der Placenta foetalis zur Ausbildung gekommen waren, während im Stadium von genau 9 Tagen solches noch nicht der Fall sein kann.

Das gequollene Bindegewebe der Placentarfalten ist jetzt viel reicher an Zellen geworden, welche gewöhnlich eine lang ausgezogene spindelähnliche Form haben und oft Mitosen aufweisen. An der äusseren Oberfläche der Wandungen der breiten Gefässe in den tieferen Schleimhautabschnitten fährt die Bildung der bekannten Gefässscheiden auf Kosten von Anlagerung neuer einkerniger Bindegewebszellen immer fort; die letzteren bilden schon fast überall ununterbrochene, oft sogar doppelte oder dreifache Schichten um die Gefässe herum, hypertrophiren dabei merklich, werden polygonal und erhalten eine scharf contourirte Membran, während sich in den peripherischen Schichten ihres Zellkörpers immer grösser werdende helle glycogenhaltige Räume bilden. In diesen Zellen werden sehr zahlreiche Mitosen gefunden, sodass die Gefässscheiden also auch auf Kosten der Vermehrung der sie schon zusammensetzenden Zellen wachsen. Das Endothel der beschriebenen grösseren Gefässe in den tieferen Schleimhautschichten, welche später zur Placenta materna werden, ist noch wenig verändert, enthält hin und wieder Mitosen und bildet eine ununterbrochene Schicht von ziemlich grossen Zellen, die den sich differenzirenden einkernigen Glycogenzellen direct aufliegen.

In den oberflächlichen Schichten, in den Bindegewebssepten zwischen den Drüsen, sind die Gefässe auch etwas breiter geworden, als sie es früher waren; sie bilden (Fig. 2) stark in die Länge gezogene, dünnwandige Capillarschlingen, die im Allgemeinen senkrecht zur Schleimhautoberfläche dahinziehen und verhältnissmässig oft vom Schnitt in ihrer ganzen Länge getroffen werden. Das Endothel bildet nun in diesen Gefässen jetzt keine ununterbrochene Schicht mehr; es ist nicht verschwunden, nicht degenerirt; die Endothelzellen (*E*) sehen an und für sich ganz unverändert aus, enthalten manchmal, obwohl auch selten, Mitosen. Sie sind aber sehr ungleichmässig vertheilt: an vielen Stellen findet man zwar auf einer kleinen Strecke die Gefässwand aus 2, 3 oder sogar mehreren mit einander noch in Verbindung gebliebenen Endothelzellen bestehend; gewöhnlich liegen die letzteren in der Gefässwand aber einzeln, mehr oder weniger weit von

einander entfernt. Sehr oft fehlen sie auch auf einer bedeutenden Strecke gänzlich. An Stelle von Endothelzellen wird aber die Wand dieser Gefässe an solchen Stellen durch einkernige, oft etwas abgeplattete und in die Länge gezogene Bindegewebszellen (Fig. 2, *Gz*) gebildet, deren Anlagerung an die oberflächlichen Gefässe, wie wir gesehen haben, schon im vorhergehenden Stadium anfängt, welche aber jetzt hier noch viel zahlreicher repräsentirt sind, sehr oft Mitosen aufweisen und in ihrem Zellleibe schon viel mehr Glycogen, als früher, aufgespeichert haben. Sie grenzen, wie gesagt, an vielen Stellen (Fig. 2) unmittelbar an das Lumen, indem sie so das Endothel ersetzen. An anderen Stellen liegen sie den noch erhalten gebliebenen Endothelzellen von Aussen an, sodass überhaupt die Gefässwand von sehr unregelmässiger Dicke und von sehr verschiedener Structur in den verschiedenen Abschnitten eines und desselben Gefässes sein kann. Von zwei nebeneinander liegenden Querschnitten kann in Folge dessen im einen die Gefässwand nur aus Glycogenzellen, im anderen nur aus Endothel (was jedoch nur sehr selten vorkommt), oder aus beiden Zellarten zugleich bestehen. Oft sieht man ferner sogar, wie sich die Endothelzellen selbst unter Vergrösserung und Aufblähung des Zellleibes zu einkernigen Glycogenzellen verwandeln (Fig. 2, *s*). Jedenfalls werden aber dicke, mehrschichtige Gefässscheiden an diesen oberflächlichen Gefässen nicht gebildet. Solche sind bekanntlich nur für die weiten Gefässe der tieferen Schleimhautabschnitte charakteristisch und gehen in der Richtung nach der Oberfläche hin allmählich, zugleich mit der Verzweigung und Verjüngung des Gefässes im Niveau der unteren Abschnitte der Drüsen in die eben beschriebenen dünnen Gefässwandungen über.

Es müssen ferner noch zwei weitere Umstände hervorgehoben werden. Wie im achttägigen Stadium, so fahren auch jetzt die oberflächlichen Gefässschlingen fort, wie es auch Marchand bemerkt, in Folge der Vermehrung der Zellen, die ihre Wandungen zusammensetzen, in die Länge zu wachsen; sie nähern sich deswegen immer mehr und mehr dem epithelialen Syncytium, biegen schliesslich um, verlaufen geschlängelt unter dem letzteren und bewirken sogar an der unteren Fläche desselben entsprechende Vertiefungen. Sodann bemerkt man folgendes: während in früheren Stadien die Bindegewebssepten zwischen den Drüsen ziemlich

dick waren, ausser den Gefässen noch aus reichlicher gequollener Zwischensubstanz bestanden und auch noch freie Bindegewebszellen enthielten, verdünnen sie sich jetzt immer mehr und mehr, besonders in den mittleren Drüsenabschnitten (Fig. 2, mittleres Drittel), was hauptsächlich durch den allmählichen Schwund der halbflüssigen, gefaserten Grundsubstanz bedingt ist. Sie enthalten auch keine freien Bindegewebszellen mehr, da die letzteren sämmtlich zur Bildung der Gefässwandungen aufgebraucht sind.

Wenden wir uns jetzt zum Uterusepithel und zum Ectoderm. In ihrer ganzen Ausdehnung sind die beiden Ectodermwülste mit der Oberfläche der Schleimhaut aufs innigste verbunden und die plasmodiale Schicht des Ectoderms, welche wir schon im vorhergehenden Stadium stark entwickelt gefunden haben, macht jetzt die merkwürdigsten Veränderungen durch und tritt in innigste Beziehungen zum uterinen Syncytium.

Das Ectoderm selbst besteht nach wie vor aus einem mehrschichtigen Cylinderepithel mit sehr zahlreichen Mitosen (Fig. 2, *Ed*). Die innere Oberfläche desselben ist mit einer Schicht von platten Zellen, der Somatopleura (*Spl*), bekleidet, an der äusseren Oberfläche sieht man aber jetzt, immer genau entsprechend den Mündungen der Uterindrüsen, halbkugelförmige, aus sich vermehrenden, dichtgedrängten, polygonalen, hellen Epithelzellen bestehende Hervorragungen entstehen (*cb*), die sich allmählich in der Richtung nach der darunterliegenden Schleimhaut verlängern und denen an der inneren Oberfläche des Ectoderms vorerst noch sehr seichte Einsenkungen entsprechen.

Während im vorhergehenden Stadium (Fig. 1) das ectodermale und epitheliale mütterliche Plasmodium mit einander nur verklebt waren, und die sich so sehr von einander unterscheidenden Kerne derselben noch zwei ganz gesonderte, parallel verlaufende Schichten in der einheitlichen Protoplasmamasse bildeten, sind jetzt die beiden Syncytiumarten mit einander aufs innigste verschmolzen. Bei diesem Vorgange des Verschmelzens und des Eindringens in die Tiefe spielt das ectodermale Plasmodium die active Rolle, während sich das uterine Syncytium passiv verhält. Die dunkle, grobkörnige Protoplasmamasse des ersteren (Fig. 2, *pb*) mit ihren grossen, chromatinreichen Kernen (*ek*) verdrängt zunächst das viel lockerer aussehende und heller sich färbende,

oft stark vacuolisirte und helle, durchsichtige, isolirt gebliebene Epithelzellen enthaltende uterine Syncytium (*Uep'*) von der freien Schleimhautoberfläche; hier bleibt schliesslich nur eine auch ziemlich dünne Schicht des ectodermalen Plasmodiums (Fig. 2, oben) zurück, welche gewöhnlich nur eine Reihe von Kernen besitzt und jetzt, da das uterine Syncytium von der Oberfläche der interglandulären Bindegewebssepten verdrängt worden ist, ebenso, wie das letztere früher, den beschriebenen, dünnwandigen, oberflächlichen Gefässen (*mg*) eng anliegt. Die Wand der letzteren grenzt gewöhnlich unmittelbar an das Plasmodium, nur selten sieht man eine vorläufig noch erhalten gebliebene sehr dünne Schicht von Grundsubstanz dazwischen (Fig. 2, *Gs'*).

Das Verhalten des uterinen Syncytiums dem ectodermalen gegenüber scheint die Annahme zu rechtfertigen, dass das zweite auf das erste direct einen negativ chemotaktischen Reiz ausübt. Sobald sich nämlich das Eindringen der ectodermalen Plasmodiumschicht in die Tiefe bemerkbar macht, ziehen sich die lockeren Massen des uterinen Plasmodiums überall von dem ersteren rasch zurück und da sie freien Weg nur in den Drüsen finden, so fliessen sie von der ganzen Schleimhautoberfläche zuerst in die Mündungen derselben und dann immer tiefer und tiefer in die letzteren hinein. Das ectodermale Syncytium folgt unmittelbar nach: sein dunkles, grobkörniges Protoplasma vermischt sich auf diesem Wege immer inniger mit der viel lockereren körnig-reticulären Substanz des mütterlichen Epithels und geht jetzt schon sehr allmählich in die letztere über. Merkwürdigerweise offenbaren auch die embryonalen Kerne eine deutliche selbständige, active Thätigkeit: sehr viele von ihnen dringen nämlich, sich einzeln oder in Gruppen von den übrigen isolirend, immer tiefer und tiefer in das mütterliche Syncytium ein; sie hypertrophiren dabei merklich, bereichern sich noch mit Chromatin und liegen dann mitten unter den hellen bläschenförmigen Epithelkernen, weit entfernt vom embryonalen Gewebe (Fig. 2, *ek'*). Oft bemerkt man, wie sich solch ein grosser embryonaler Kern eng an einen oder an eine ganze Gruppe von mütterlichen Kernen anschmiegt (Fig. 2, *u*), so dass auf seiner Oberfläche sogar entsprechende Vertiefungen entstehen; an sehr zahlreichen mütterlichen Epithelkernen werden dabei Degenerationserscheinungen bemerkbar: — sie bieten manchmal Erscheinungen der Fragmen-

tation, verwandeln sich in ganz helle, kein Chromatin mehr enthaltende Bläschen und können schliesslich ganz zusammenschrumpfen und verschwinden.

Das in das Innere der Drüsen zurückweichende mütterliche Syncytium ballt sich allmählich zusammen und bildet dann in den mittleren Abschnitten der Drüsen sehr grosse Protoplasmaklumpen (Fig. 2, *Uep'*), die den entsprechenden Drüsentheil stark ausdehnen und das Lumen selbstverständlich ganz verstopfen. Nach der Schleimhautoberfläche zu sind solche Protoplasmaklumpen selten scharf abgegrenzt, doch kommt solches, wahrscheinlich in Folge von besonders starker stattgefundener Contraction des Protoplasmas, hin und wieder vor (Fig. 2, links); gewöhnlich geht aber hier die Substanz des Klumpens allmählich in die dunkel gefärbte Protoplasmamasse des ectodermalen Syncytiums mit den grossen, typischen, stark granulirten Kernen über, welch letzteres hier ja die ursprüngliche Lage des mütterlichen Epithels einnimmt. Dieser oberflächliche, jetzt nur reines ectodermales Plasmodium und kein mütterliches Epithel mehr enthaltende Drüsentheil weist manchmal auch eine Art von unregelmässigem Lumen (*r*) auf, in welchem sich degenerirende Reste des Uterusepithels und körnige Zerfallsproducte des letzteren befinden können.

Der unterste Abschnitt der Drüsen enthält zu dieser Zeit noch ganz gut erhaltenes Epithel; die Zellen desselben sind sogar etwas hypertrophisch, besitzen scharfe Zellgrenzen und weisen in ihrem Zellkörper manchmal eigenthümliche, homogene, sich mit Eosin stark färbende Körper (*z*) auf. Gegen diesen Abschnitt der Drüsen sind die im mittleren Theile der letzteren bei ihrem Eindringen stehen gebliebenen grossen kugeligen oder eiförmigen Protoplasmaklumpen immer sehr scharf abgegrenzt; sie bilden oft zapfenförmige Fortsätze, welche tief in das Lumen des untersten Drüsentheiles hineinragen, und unter dem Drucke der herangetretenen Protoplasmamassen erscheinen die nächsten Epithelzellen gewöhnlich sogar auseinander geschoben und abgeplattet. An vielen Stellen beginnt aber auch das Epithel dieser untersten Drüsenabschnitte zu grossen, mehrkernigen Protoplasmamassen von lockerem, reticulärem oder granulirtem Bau zusammenzufliessen.

Wie aus dem Angeführten ersichtlich ist, müssen die be-

schriebenen, in den mittleren Drüsenabschnitten liegenden Protoplasmaklumpen sowohl aus embryonalem, als auch aus mütterlichem Protoplasma bestehen; das erstere beschränkt sich hauptsächlich auf den oberflächlichen Theil, welcher in Folge dessen auch dichter granulirt und dunkler gefärbt erscheint, während der tiefere Abschnitt, der gegen das übrig gebliebene Epithel durch eine scharfe, bogenförmige Linie abgegrenzt erscheint, vornehmlich aus dem Protoplasma des ehemaligen Uterusepithels besteht, sehr hell und durchsichtig ist und einen lockeren reticulären Bau aufweist. Die embryonalen und mütterlichen Kerne liegen in sehr grossen Mengen in den beschriebenen Protoplasmamassen umher; dabei nehmen sie hauptsächlich den oberflächlicheren Theil der letzteren ein, während der nach der Tiefe gerichtete Theil derselben oft ganz frei von Kernen bleibt und nur aus lockerem Protoplasma besteht. Die mütterlichen Kerne bilden, sich dicht zusammendrängend, grosse oder kleinere Haufen, in deren Inneren die ovale Form der Kerne oft in Folge von gegenseitigem Druck sich in eine polygonale verwandelt. Zwischen den mütterlichen Kernen (*mk*) liegen überall auch embryonale (*ek*), die an ihrer Grösse, ihrem Chromatinreichthum, granulirtem Aussehen und ihren grossen Nucleolen sofort erkennbar sind; wie leicht verständlich, sind sie in den oberflächlicheren Abschnitten der Protoplasmamassen zahlreicher, kommen aber jedenfalls auch in den tiefsten vor (*ek'*). Unter den mütterlichen Kernen sowohl, als auch unter den embryonalen sind ferner immer einzelne der Degeneration unter Schrumpfung und Verdichtung verfallene Exemplare (*t*) zu finden, wobei sich die mütterlichen Kerne aber auch hier, ebenso, wie es früher für die oberflächlichen Schichten bemerkt worden ist, viel öfter in ganz helle, chromatinlose, kleine Bläschen verwandeln, die bald spurlos verschwinden.

In den beschriebenen Protoplasmamassen sind an vielen Stellen doch noch die ehemaligen Zellgrenzen des Uterusepithels vorhanden, in Form von Linien, die Protoplasmabezirke von verschiedener Form und Grösse mit wechselnder Kernanzahl begenzen (*q*); es befinden sich hier aber auch zahlreiche nahezu normal aussehende, scharf begrenzte, selbständig gebliebene Epithelzellen (*o*). Ferner lenken besondere feine, unregelmässig geschlängelte, am Ende oft aufgetriebene, gewöhnlich kurze Canälchen die Aufmerksamkeit auf sich (*v*), die sehr Secretcapillaren

gleichen und zum Theil blind endigen, zum Theil mit dem Rest des Lumens in dem Drüseneingange communiciren. Es stellen diese Canälchen thatsächlich den Rest des ehemaligen Drüsenlumens vor.

Wie ein Blick auf die Fig. 2 zeigt, bilden sich in dem uns jetzt interessirenden Stadium an der Oberfläche der Placentarfalten 2 Schichten. Die tiefere entspricht dem mittleren und dem unteren Theile der Uterindrüsen und in ihrem Bereich nehmen die grossen, die Drüsen stark ausdehnenden Protoplasmamassen am meisten Raum ein. Zwischen den aufgeblähten Drüsen bleiben hier nur meistens ziemlich dünne, in ihrer Mächtigkeit übrigens wechselnde Septen übrig, welche spärliche faserige Grundsubstanz, hauptsächlich aber Gefässe mit ihren aus einkernigen, hier oft in doppelter oder sogar dreifacher Schicht angeordneten Glycogenzellen und Endothel bestehenden Wandungen enthalten.

Die oberflächliche Schicht entspricht dem oberen Theil der Drüsen; hier wird die Stelle des ehemaligen Epithels vom ectodermalen Syncytium (*pb*) eingenommen und in die Drüsenmündungen senken sich die beschriebenen, aus wucherndem Ectodermepithel bestehenden Zapfen (*cb*), die sich an vielen Stellen schon aushöhlen und dann Zellen des parietalen Mittelblattes im Innern enthalten. Im Bereiche dieser oberflächlichen Schicht sind die Drüsenmündungen anfangs von gewöhnlicher Breite; die Septen zwischen ihnen erscheinen vorerst also auch nicht besonders zusammengedrückt und enthalten auch noch ziemlich viel von der gequollenen Grundsubstanz. Freie Bindegewebszellen gibt es hier, wie gesagt, nicht mehr, die Glycogenzellen der Gefässwandungen fahren aber fort, sich zu vermehren und zu hypertrophiren, wobei die Gefässschlingen einen immer deutlicher hervortretenden geschlängelten Verlauf nehmen. Wie ich aber schon oben gelegentlich bemerkt habe, verdünnen und verändern sich hier die zwischen den Drüsenmündungen liegenden Septen immer mehr und mehr, was erstens davon abhängt, dass die halbflüssige Grundsubstanz in Folge von Resorption der Flüssigkeit schrumpft und zweitens davon, dass die scharfe Grenze zwischen dem ectodermalen Syncytium und dem darunter liegenden Bindegewebe an vielen Stellen verschwindet und das Syncytium hier das Bindegewebe infiltrirt (*y*). Zuerst dringen kleine Protoplasmafortsätze in die Masse der Grundsubstanz ein, wobei sich in der letzteren

oft körnige Ausscheidungen bilden, dann vergrössern sich dieselben, es folgen auch ectodermale Kerne nach und so wird die Grundsubstanz allmählich resorbirt.

Nach Marchand nimmt das ectodermale Syncytium keinen activen Antheil an dem Aufbau des Placentargewebes; es soll nach ihm nur ein temporäres, bald verschwindendes Gebilde vorstellen; die das mütterliche Blut enthaltenden Räume in der Placenta foetalis sollen hingegen ihre Auskleidung vom Endothel der oberflächlichen Gefässe der Placentarfalten erhalten, welches dabei ein Syncytium bildet. Er hebt auch in seiner Arbeit scharf hervor, dass meine Behauptung von dem Fehlen des Endothels in den oberflächlichen Schleimhautgefässen falsch sei.

Dass in den letzteren einzelne Endothelzellen bleiben, erhellt aus meiner eben angeführten Beschreibung; auch in meiner früheren Arbeit habe ich direct nur betont, dass die Gefässwandung hier hauptsächlich aus einkernigen Glycogenzellen besteht, während man hier „gut erhaltenes“ Endothel niemals zu Gesicht bekommt und nur an einigen Stellen Endothelzellen noch sichtbar sind, wie ich es damals auf der Fig. 1 abgebildet habe. Damals erklärte ich auch diesen Umstand durch die Annahme, dass das Endothel dem raschen Wachsthum der Gefässe (welches eben hauptsächlich durch die Anlagerung von sich vermehrenden und hypertrophirenden Bindegewebszellen an die Wand derselben bedingt ist) nicht folgen kann und dass, wie ich es auch jetzt finde, die Endothelzellen selbst sich in glycogenhaltige einkernige Gefässscheidezellen verwandeln können.

Hinsichtlich des embryonalen ectodermalen Syncytiums muss ich im Gegensatz zu Marchand besonders hervorheben, dass dasselbe während des uns jetzt interessirenden Stadiums sowohl, als auch später, niemals den Eindruck einer hinfälligen Bildung macht. Im Gegentheil, es entfaltet eine sehr intensive active Thätigkeit, es verdrängt zuerst das uterine Syncytium von der Schleimhautoberfläche und den Drüsenmündungen und dringt dann selbst in die Tiefe des bindegewebigen Stromas der Schleimhautfalten ein. Ebenso, wie in dem früher beschriebenen Stadium, ist es auch jetzt an vielen Stellen anscheinend unabhängig von der ectodermalen Zellschicht geworden und erscheint von der letzteren durch einen Spalt getrennt; an anderen zahlreichen Stellen sieht man wieder fortwährend neue Zellen aus der wuchernden

Zellschicht in das Plasmodium übertreten und die Masse desselben auf solche Weise vergrössern. Ein selbständiges Wachsthum kann das Plasmodium selbstverständlich nicht haben, da seine Kerne sich nicht vermehren. Jedenfalls ist es aber, wie gesagt, ein durchaus lebenskräftiges Gewebe und dagegen kann natürlich die Thatsache, dass man hin und wieder, besonders am Rande der Placentaranlage, Stellen findet, wo in demselben einzelne Kerne degeneriren, — geschrumpft und dunkel gefärbt erscheinen, nicht sprechen. Manchmal findet man auch einzelne Kerne im ectodermalen Plasmodium riesig vergrössert und sehr reich an Chromatin.

Schwangerschaft von 10×24 Stunden.

Die histologischen Bilder der Placenta von diesem Stadium unterscheiden sich ausserordentlich von den für das vorhergehende Stadium beschriebenen, und das hängt davon ab, dass sich schon überall in den mittleren Theilen der Placentarstelle ein ganz neues, eigenthümliches Gewebe entwickelt hat, — die mit circulirendem mütterlichem Blut gefüllten Bluträume der Placenta foetalis. An den Rändern der Placentarstelle fehlen die letzteren noch, — hier fährt der schon im vorhergehenden Stadium angebahnte Process der Anlagerung und des Eindringens der ectodermalen Elemente in das Schleimhautgewebe fort und in der Richtung nach den mittleren Theilen hin lassen sich auch alle Uebergänge zu den schon entwickelten Bluträumen verfolgen. Somit ist also die zweite Hälfte des zehnten Tages das wichtigste Stadium für das Studium der Entstehung und Bedeutung aller Gewebstheile der Kaninchenplacenta.

Um das Auftreten der ersten Bluträume, welcher Vorgang, wie wir sehen werden, überhaupt sehr rasch verlaufen muss, zu beobachten, müsste man eigentlich noch zahlreichere genau bestimmte Stadien untersuchen, also z. B. solche von genau 228 Stunden, was ich leider versäumt habe. Jedenfalls ist aber auch in Präparaten von genau 10×24 Stunden der Process der Bildung des Placentargewebes mit Leichtigkeit in allen seinen Stufen zu verfolgen.

In den tieferen Schichten der Placentarfalten fährt die Bildung der Gefässscheiden durch Anlagerung von neuen Bindegewebszellen und Vermehrung der Glycogenzellen fort. Die Ge-

fässscheiden sind schon sehr dick, setzen sich aus mehreren Zellschichten zusammen und besitzen eine regelmässig röhrenförmige, geschlängelte Form, während zwischen ihnen die Masse des Grundgewebes mit den spindelförmigen Zellen und der halbflüssigen, faserigen Grundsubstanz schon viel spärlicher geworden ist. Das Endothel der Gefässe ist in diesen tieferen Theilen stellenweise schon merklich hypertrophisch.

An den Rändern der Placentarstelle, dort, wo es noch keine placentale Bluträume giebt, findet man jetzt Bilder, die sich an das früher beschriebene Stadium von 9×24 Stunden unmittelbar anschliessen (Fig. 3). Die beiden oben beschriebenen Schichten, besonders die oberflächliche, haben sich aber schon wesentlich verändert. Es finden sich keine regelmässig senkrecht zur Schleimhautoberfläche angeordnete Drüsen mehr vor; von den letzteren sind nur die tieferen, von den grossen Protoplasmaklumpen eingenommenen Partieen übrig geblieben; in der oberflächlichen Schicht sind die Drüsenmündungen nicht mehr zu sehen, — sie besteht ausser den sich allmählich verlängernden und in die Schleimhaut eindringenden zapfenförmigen ectodermalen Zellwucherungen mit Zellen des parietalen Mittelblattes im Inneren aus einer plasmodialen Masse (*pb*) und zahlreichen Gefässen (*mg*). Wie diese Verhältnisse entstanden sind, ist leicht aus dem Vergleiche der Uebergangsbilder zu verstehen. Schon im vorhergehenden Stadium hat das die Drüsenmündungen einnehmende ectodermale Plasmodium in die halbflüssige Grundsubstanz der zwischen denselben liegenden Septen einzudringen (Fig. 2, *y*) und dieselbe zu resorbiren begonnen. Das Werk ist jetzt vollzogen: von der Grundsubstanz ist in der oberflächlichen Schicht kaum eine Spur (Fig. 3, *gs*) mehr zu finden, — das Plasmodium hat hingegen an Ausdehnung stark gewonnen und umschliesst jetzt von allen Seiten unmittelbar die oberflächlich verlaufenden Gefässe, welche in Folge von fortdauerndem Längenwachsthum stark geschlängelt erscheinen und in den verschiedensten Richtungen dahinziehen (Fig. 3, *mg*). Das dunkelgefärbte, granulirte ectodermale Plasmodium mit seinen grossen, chromatinreichen Kernen bildet verschiedenartig geformte Schichten, welche die Räume zwischen den Gefässen fast ausfüllen (*pb*). Die Wand der letzteren ist von unregelmässiger Dicke und Structur: sie besteht nach wie vor sowohl aus einkernigen Glycogenzellen (*Gz*),

als auch aus Endothelzellen (*E*); die ersteren sind schon viel grösser geworden, enthalten noch mehr Glycogen und weisen noch immer oft Mitosen auf; sie sind gewöhnlich einschichtig angeordnet, an vielen Stellen besteht aber die Gefässwand in Folge von Hypertrophie und Vermehrung derselben auch schon aus zwei oder mehr Schichten. Die Glycogenzellen grenzen auch jetzt entweder unmittelbar an das Lumen, oder es befinden sich an der inneren Oberfläche der Gefässwand noch einzelne unveränderte Endothelzellen, die Mitosen zeigen können und manchmal, obwohl sehr selten, auch allein die Gefässwand bilden.

In Bezug auf die Angaben von Marchand hinsichtlich der Bedeutung der Endothelzellen für den Aufbau des Placentargewebes sei hier bemerkt, dass dieselben auch in diesem Stadium in den oberflächlichen Gefässen in einer im Vergleich zu den Glycogenzellen und den Plasmodiummassen nur verschwindend geringen Menge vorhanden sind. Sie sind stets sehr klein und haben Kerne, die, was sowohl die Grösse, als auch die Structur betrifft, sich von den Kernen des ectodermalen Plasmodiums auf das evidenteste unterscheiden und mit denselben gar nicht verwechselt werden können. Die Kerne der Glycogenzellen erhalten hingegen bei der Hypertrophie derselben allmählich eine immer bedeutender werdende Aehnlichkeit mit den embryonalen Kernen. Im Folgenden werden wir die Wichtigkeit dieses Umstandes noch kennen lernen.

Die tiefere, durch die grossen, in den Drüsen liegenden Protoplasmaklumpen gekennzeichnete Schicht hat sich ebenfalls verändert. Die grossen Protoplasmamassen zeigen den Anfang von degenerativen Veränderungen, indem die Kerne sich noch enger an einander drängen, scharf umgrenzte Gruppen bilden, das Protoplasma aber immer lockerer wird und sich mit zuerst noch kleinen Vacuolen erfüllt. Auch verlieren sie ihre ursprünglich regelmässige ovale oder rundliche Form und passen sich jetzt in ihren Umrissen den umgebenden Gewebstheilen, speciell den Gefässen, an. Die letzten sehen mehr geschlängelt, als früher, aus, ihre Wandungen haben sich in Folge von Hypertrophie und Vermehrung der sie zusammensetzenden Glycogenzellen, ebenso wie in der oberflächlichen Schicht, schon bedeutend verdickt und

zwischen ihnen befinden sich hier noch Reste der weichen faserigen Grundsubstanz.

Ein directer Zusammenhang zwischen dem ectodermalen Syncytium und den die ehemaligen Drüsen ausfüllenden degenerirenden grossen Protoplasmaklumpen ist jetzt nicht mehr nachzuweisen; die in der oberflächlichen Schicht früher gewesenen, vom ectodermalen Syncytium eingenommenen Drüsenmündungen existiren eben nicht mehr; die ganze oberflächliche Schicht besteht nur aus Gefässen und Syncytiummassen, welch' letztere sich in der Richtung nach der Tiefe, an der Grenze zwischen beiden beschriebenen Schichten, in unregelmässig begrenzte, in der Grundsubstanz und zwischen den Gefässen liegende, grössere oder kleinere Protoplasma-Anhäufungen mit ectodermalen Kernen auflösen.

Beim Uebergang vom beschriebenen Stadium zum nächstfolgenden finden wir schon die ersten für die Placenta foetalis charakteristischen Bluträume. Dieselben treten mit einem Male an einer grossen Fläche der Placentarstelle auf, der Process ihrer Bildung erfolgt sehr rasch und die Bedingungen zu demselben müssen schon im eben beschriebenen Stadium gegeben gewesen sein.

Mit der Bildung der ersten Bluträume, dem wichtigsten Ereignisse in dem ganzen Process der Placentation, erhält das histologische Bild sofort eine ausserordentliche Complicirtheit, da sich die zelligen Elemente der verschiedenen hier unmittelbar aneinandergrenzenden Gewebe in kürzester Zeit bedeutend verändern und da Zellen sehr verschiedener Herkunft dabei einander sehr ähnlich werden können.

Die hohlen Fortsätze der Zellschicht des Ectoderms, die „Primordialzotten", sind noch etwas tiefer in die Schleimhaut eingedrungen und haben an vielen Stellen kleine, ebenfalls ausgehöhlte Seitenzweige getrieben; in das Innere derselben fangen schon an einigen Stellen von Seiten des Exocoeloms aus der Allantois stammende embryonale Blutgefässe hineinzuwachsen.

Ausser Primordialzotten besteht, wie wir gesehen haben, die oberflächliche Schicht der Placentaranlage aus Gefässen und ectodermalem Syncytium zwischen denselben. Es tritt nun jetzt unter Vergrösserung der Glycogenzellen und unter stärkerer Gly-

cogenansammlung in denselben eine Auflockerung der Gefässwand ein; die letztere wird immer nachgiebiger und durch den Blutdruck immer mehr und mehr ausgedehnt, bis sie an einem gewissen Punkte platzt. Das Blut tritt dann sofort hervor, begegnet dabei dem der Gefässwand von aussen anliegenden ectodermalen Syncytium und bewirkt im letzteren durch diesen Process der Extravasation einen an Umfang später noch allmählich gewinnenden Hohlraum, welcher unter der Oberfläche der Placentaranlage liegt (Fig. 6), schliesslich sehr gross werden kann und die Zellschicht des Ectoderms (*Ed*) mit der derselben von innen stets anliegenden Syncytiumschicht (*pb*) abhebt, stark hervorwölbt und verdünnt, sodass die ectodermalen Zellen ihre cylindrische Form dabei verlieren, würfelförmig oder sogar platt werden und an der inneren Oberfläche dann nur von einer dünnen, dunkel sich färbenden Protoplasmaschicht mit einer Reihe ovaler, ins Lumen hervorspringender Kerne bekleidet sind.

In jeder Serie kann man in diesem Stadium hin und wieder Schnitte finden, welche den beschriebenen Process und das Resultat desselben in der unzweideutigsten Weise veranschaulichen (Figg. 4, 5 und 6). Ein Gefäss, dessen Wandung in der oben ausführlich beschriebenen Weise aus grossen glycogenhaltigen Zellen besteht (*mg*) und an der Innenfläche auch einzelne (zum Theil auch sich jetzt noch in Glycogenzellen verwandelnde (Fig. 4, *s*)) Endothelzellen aufweist, erscheint an der einen Seite trichterförmig geöffnet und geht hier unmittelbar in einen von unzweifelhaftem ectodermalem Plasmodium begrenzten Raum (*l*) über. Dabei kann man die kleinen, einzeln, in weiten Abständen von einander liegenden, gewöhnlich unveränderten, sehr selten Mitosen aufweisenden Endothelzellen (*E*), wenn sie vorhanden sind, was ja nicht immer der Fall ist, stets bis an die Uebergangsstelle (*x*) des eröffneten Gefässes in die grosse Blutlacune im ectodermalen Syncytium verfolgen, mit welch' letzterem (*pb*) sie nie verwechselt werden können.

Wenn die Wand des Gefässes vor der Extravasation, wie es hin und wieder, wenn auch selten, vorkommt, an einer begrenzten Stelle nur aus Endothelzellen bestanden hatte, findet man jetzt sogar unmittelbar auf der Innenfläche des die Blutlacune begrenzenden ectodermalen Syncytiums einzelne übriggebliebene kleine Endothelzellen liegen, welche bald der Degene-

ration unter Schrumpfung des Kerns und Protoplasmaschwund verfallen, sich ablösen (Fig. 5, *E'*) und weggeschwemmt werden.

Es gelangt also das mütterliche Blut aus den oberflächlichen Gefässen der Placentarfalten in vom ectodermalen Syncytium begrenzte Hohlräume, in welchen die Bluteirculation, wie es scheint, in vielen Fällen zuerst noch unvollkommen ist, so dass es zur Bildung netzartiger oder körniger, später verschwindender Fibrinniederschläge kommt.

Aus diesen, gewöhnlich unmittelbar unter der Oberfläche liegenden Blutlacunen bahnt sich das Blut allmählich den Weg zwischen den Syncytiummassen weiter, was zum Theil direct von der Wirkung des Blutdruckes abhängen kann, zum Theil aber auch darauf beruht, dass sich im ectodermalen Syncytium an vielen Stellen vacuolenartige, klare oder mit körnigen und netzartigen Massen vermischte Flüssigkeit enthaltende Räume (Fig. 5, *v*) bilden, die sich nachträglich mit den schon circulirendes Blut führenden Lacunen (Fig. 4 und 6, *l*) in Verbindung setzen.

In Folge der beschriebenen Processe bildet sich auf der vielbesprochenen oberflächlichen Gewebsschicht sehr rasch noch eine besondere, neue, sich immer mehr und mehr verdickende Schicht, die ausser mütterlichem Blut nur aus embryonalem Gewebe besteht und sich allmählich zur Ectoplacenta differenzirt. Zwischen den zur Oberfläche der Placentarfalten senkrecht gerichteten, sich immer mehr verzweigenden Zotten mit ihrem intensiv wuchernden Ectodermüberzuge befinden sich ectodermale Syncytiummassen, welche ein Netzwerk von Protoplasmabalken von sehr verschiedener Dicke bilden. Die Substanz der letzteren behält nach wie vor die Fähigkeit, sich mit Hämatoxylin-Eosin ziemlich dunkel roth-violett zu färben und es liegen in derselben in grosser Menge Kerne, welche, obwohl von ziemlich verschiedener Grösse, durchweg reich an Chromatin sind, grosse Nucleolen führen und nirgends Degenerationserscheinungen zeigen. Wie es auch Marchand bemerkt, hat dieses Gewebe übrigens nicht überall den Charakter eines echten Syncytiums, da sich an vielen Stellen feine Zellgrenzen bemerkbar machen, die die Protoplasmamassen in grössere, riesenzellenähnliche Bezirke mit zahlreichen Kerngruppen eintheilen. In den Maschen des syncytialen Netzwerkes circulirt mütterliches Blut.

Das eigentliche Wachsthum des beschriebenen Gewebes ist selbstverständlich auf die stete Wucherung der die Zotten (Fig. 6 *cb*) bildenden Zellen des Ectoderms zurückzuführen, die auch das Material zur Bildung immer neuer Massen des ectodermalen Plasmodiums liefern. Die scheinbar sehr rapide Entwicklung und Verdickung desselben sofort nach dem Austreten des Blutes aus den mütterlichen Gefässen ist aber ausserdem und sogar hauptsächlich einfach dadurch bedingt, dass das aus den eröffneten Gefässen extravasirende Blut die schon vorhandenen Syncytiummassen überall zwischen und über den Gefässen wie einen Schwamm durchtränkt und zum Anschwellen bringt und besonders an der Oberfläche grosse Blutlacunen bildet, die selbst viel Raum einnehmen und auch die Zotten mit ihren Zweigen mechanisch stark in die Länge ziehen.

Jedenfalls muss man von einem „Einwachsen" des Ectoderms in die Schleimhaut nur mit Vorsicht sprechen. Es muss natürlich in den Anfangsstadien der Placentation ein actives Eindringen des embryonalen Gewebes in das mütterliche angenommen werden, doch dauert solches nicht lange fort, — eigentlich auch nur bis zum Moment, wo sich durch Extravasation die ersten Bluträume im Syncytium bilden. Obwohl später das ectodermale Syncytium an vielen Stellen doch noch tiefer eindringt und speciell im Bereiche der sogenannten Zwischenschicht zu den grossen mehrkernigen Glycogenzellen in besondere Beziehungen tritt, erreichen die in die Schleimhaut einwuchernden ectodermalen Zotten meistens nicht einmal das Niveau der grossen degenerirenden Syncytiumklumpen in den Drüsen. Die Ectoplacenta entwickelt sich eben nicht auf Kosten von Einwucherung in die Schleimhaut, sondern hauptsächlich durch selbständiges Wachsthum des embryonalen Gewebes.

Während sich an der Oberfläche das Gewebe der Ectoplacenta differenzirt, tritt in dem uns jetzt interessirenden Stadium zwischen dem ectoplacentalen Gewebe und der schon früher beschriebenen tieferen Schicht der degenerirenden Uterin-Epithelmassen an Stelle des früheren Gewebes auf Kosten der Veränderung der Wandungen der oberflächlichen Gefässe eine besondere neue Gewebsschicht auf, die sich schon bei schwacher Vergrösserung durch ihre Durchsichtigkeit auszeichnet und zum grössten Theile aus hypertrophischen mehrkernigen Glycogenzellen besteht,

aber ausserdem auch andere und speciell embryonale Gewebselemente enthält, und, zusammen mit der Schicht der degenerirenden Epithelmassen, von Duval sehr zutreffend région intermédiaire, „Zwischenschicht“, genannt worden ist.

Nachdem die Communication der mütterlichen Blutgefässe mit den Lacunen im ectodermalen Syncytium stattgefunden hat, erleiden die einkernigen Glycogenzellen der Gefässwandungen tiefgreifende Veränderungen. Weitaus die meisten vergrössern sich ausserordentlich (Fig. 4, 5 u. 6 *Gz*), erfüllen sich stark mit Glycogen, sodass vom Protoplasma nur eine centrale Masse bleibt, welche dünne, netzartig mit einander verbundene Ausläufer zur Membran entsendet, und die Kerne, welche sich auch stark vergrössern, bereichern sich bedeutend an Chromatin und erhalten mehrere grosse, oft wie knospend aussehende Nucleolen; oft entstehen geradezu Riesenkerne. Zu dieser Hypertrophie gesellt sich ein anderer Vorgang, — die Zellen treten gruppenweise zusammen (Fig. 6 *Gz'*), die Scheidewände zwischen ihnen verschwinden und es entstehen noch viel grössere, durchsichtige, mit Glycogenmassen erfüllte, mehrkernige Zellen, die von zahlreichen Autoren und auch von mir (l. c.) oftmals schon ausführlich beschrieben worden sind. Die Kerne der einzelnen zusammentretenden Zellen nähern sich einander, oft bis zur innigsten Berührung; dass sich ihre Zahl in diesen Zellen auch durch Amitose vergrössern kann, habe ich schon früher angegeben. Jedenfalls bleiben aber viele Glycogenzellen bei ihrer Hypertrophie auch einkernig.

Da sich die Glycogenzellen der Gefässwandungen in der beschriebenen Weise bedeutend vergrössern, nehmen sie viel mehr Raum in Anspruch und bilden, wie gesagt, eine zusammenhängende Schicht über den degenerirenden Massen des uterinen Syncytiums, eine Schicht, wo ihre ehemalige Anordnung in Form von Gefässscheiden schon gänzlich verloren gegangen ist, und wo sie in grossen, dichten Haufen ganz unregelmässig die in den oberflächlichen Abschnitten mit embryonalem Syncytium, in den tieferen mit Endothel (s. unten) ausgekleideten Gefässräume umgeben.

Bei der Hypertrophie der Glycogenzellen wird der Zusammenhang zwischen ihnen sehr locker; es entstehen in der Gefässwand dadurch zahlreiche Lücken, das Blut tritt aus und umspült direct

die mehrkernigen Glycogenzellen (Fig 6, *Bk*). Für die letzteren ist dabei der merkwürdige Umstand besonders charakteristisch, dass sie dabei stets, — auf welche Weise, konnte ich nicht entscheiden, — rothe Blutkörperchen, oft in grosser Anzahl, in ihren Zellkörper aufnehmen (Fig. 6 u. 7, *Bk'*). Die letzteren sehen zuerst unverändert aus, allmählich verfallen sie aber der Degeneration und liefern dann die homogenen Tropfen, die sowohl ich, als auch andere Autoren (Marchand) in diesen Zellen beschrieben haben.

Durch die Auflockerung des Zusammenhanges zwischen den Glycogenzellen wird es sodann auch dem embryonalen Syncytium ermöglicht, zwischen dieselben auf eine gewisse Tiefe einzudringen. Hinsichtlich dieses Eindringens und deren Folgen verweise ich übrigens auf meine ausführliche frühere Schilderung (l. c. S. 87), der ich nichts hinzuzufügen habe. Ich will nur hervorheben, wie ich es auch schon früher gelegentlich bemerkt habe, dass einzelne stark hypertrophirte, mehrkernige Glycogenzellen nicht selten vom embryonalen Syncytium allseitig umringt, von den übrigen isolirt und beim nachfolgenden selbständigen Wachsthum der Ectoplacenta weit verlagert werden; sie können sich dann sogar unmittelbar unter der oberflächlichen Ectodermschicht, weit von allen übrigen mütterlichen Geweben befinden (Fig. 8); in solchen Zellen tritt oft im Centrum eine sphärenartige Differenzirung des Protoplasmas auf, in deren Inneren man manchmal dunkle Punkte (Centrosomen?) bemerken kann, während die Kerne an der Peripherie einen Kranz bilden.

Wenn die Zellen der Wand eines in die ectoplacentalen Bluträume mündenden Gefässes sich, wie beschrieben, in mehrkernige Glycogenzellen verwandelt haben und das Gefäss zufällig vom Schnitt der Länge nach getroffen ist, erhält man sehr lehrreiche Bilder (Fig. 7), die meiner Meinung nach für die Beurtheilung des Ursprungs des Syncytiums sehr wichtig sind. In den tieferen Theilen (rechts) sieht man, dass der Oberfläche der mehrkernigen Glycogenzellen (*Gz'*), ebenso wie in früheren Stadien der einkernigen, unverkennbare Endothelzellen (*E*) aufliegen; an zahlreichen Stellen fangen dieselben jetzt an, zu hypertrophiren (*E'*). In der Richtung nach der Oberfläche (links) hören sie aber plötzlich auf (bei *x*), wobei die letzten Zellen abgeplattet oder rundlich, klein und schmächtig aussehen. Noch

weiter sehen wir das Lumen schon vom Syncytium eingefasst (*pb*). Solche Bilder bezeugen, dass es unmöglich ist, den Ursprung des Syncytiums auf das mütterliche Endothel zurückzuführen.

Während der beschriebenen Ereignisse erhält auch die tiefere, die degenerirenden Drüsenreste enthaltende Schicht ein ganz anderes Aussehen. Die degenerativen Veränderungen der grossen Protoplasmaklumpen sind stark vorgeschritten. In einigen Stellen ist die Masse der letzteren von zahlreichen grossen und kleinen Vacuolen durchsetzt (Fig. 9, *Uep''*), zwischen welchen das Protoplasma körnig zerfällt, immer blasser wird und allmählich schwindet. Die Kerne, besonders die ectodermalen, bleiben ziemlich lange erhalten. In anderen Stellen bildet sich im Inneren des ganzen Klumpens ein einziger, oder 2—3 grosse, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume (Fig. 10, *V*), deren Wand von einer dünnen Protoplasmaschicht (*Uep'*) gebildet ist und dichte Massen von zusammengedrückten und daher eckigen uterinen und embryonalen (*ek*) Kernen enthält. Die diese grossen Hohlräume erfüllende Flüssigkeit ist an fixirten Präparaten überall mit körnigen oder fädigen Gerinnungsmassen vermischt. Ueberall finden sich ferner in den degenerirenden mütterlichen Epithelmassen grössere und kleinere Blutextravasate (Fig. 10, *Lkc*), die auch von allen Autoren schon beschrieben worden sind.

In den untersten, aus gewöhnlichem Epithel bestehenden Drüsenabschnitten befindet sich das letztere im Zustande der Degeneration und des Zerfalles, während das Lumen oft etwas dilatirt ist.

In diesem Zustande bleiben die Drüsenreste nicht lange; in den Wänden der zwischen ihnen verlaufenden Gefässe verwandeln sich die Glycogenzellen ebenfalls in grosse, mehrkernige Elemente; dadurch vergrössern sich die Zwischenräume zwischen den Drüsenresten bedeutend, die Protoplasmaklumpen mit ihren Vacuolen werden zusammengedrückt, verzerrt, verlieren an vielen Stellen ihre scharfen Grenzen und an solchen Stellen dringen in ihre Masse zahlreiche Glycogenzellen ein (Fig. 9, *Gz''*), welch' letztere in solchen Fällen besonders colossale Dimensionen zu erreichen pflegen.

An vielen Stellen sind die Drüsenreste auch schon fast vollständig zerstört. Zwischen den grossen, die Gefässlumina

mit ihrem hier schon deutlich hypertrophirendem Endothel umgebenden Glycogenzellenhaufen liegen unregelmässige, ziemlich undeutlich begrenzte Massen zerfallenden Protoplasmas zerstreut, in welchen stark geschrumpfte und sich sehr dunkel färbende, kaum mehr erkennbare mütterliche und embryonale Kerne eingebettet sind. Zwischen diesen degenerirenden Massen befinden sich in buntem Durcheinander Blutkörperchenhaufen, verirrte Klumpen des embryonalen Syncytiums, grosse, oft auch degenerirte Glycogenzellen und Reste der halbflüssigen, faserigen Grundsubstanz.

Im Gegensatz zu meinen geschilderten Befunden nimmt Marchand an, dass das die Bluträume der Placenta foetalis bekleidende Syncytium von den Endothelzellen der mütterlichen Gefässe abstammt. In der Umgebung der oberflächlichen Gefässe findet er übrigens vor der Bildung der ersten Bluträume, ebenso wie ich, ein wohlausgebildetes ectodermales Plasmodium (l. c. S. 26); nach der Extravasation soll nun aber das mütterliche Blut direct in von Ectodermzellen, nicht vom ectodermalen Plasmodium begrenzte Hohlräume gelangen; was dabei aus dem ectodermalen Plasmodium wird, bleibt unklar; Marchand bezeichnet zwar das letztere noch in frühen Stadien als eine hinfällige Bildung, Beschreibungen und Abbildungen von irgendwelchen degenerativen Veränderungen an demselben, die sein Verschwinden erklären könnten, fehlen aber in seiner Arbeit. Die neuentstandenen, von Ectodermzellen begrenzten Bluträume sollen nun nach Marchand erst nachträglich mit einer Plasmodiumschicht bekleidet werden. Am Anfange, gleich nach ihrer Entstehung, sollen die grösseren, oberflächlichen Blutlacunen nur von einer einfachen dünnen Ectodermschicht begrenzt sein (S. 32). Das kann ich nicht bestätigen; wie ich es geschildert habe, erfolgt eben die Extravasation in das die Gefässe umgebende ectodermale Syncytium hinein; die ersten Bluträume erhalten also gleich bei ihrer Entstehung schon eine vollständige syncytiale Bekleidung und erhalten dieselbe nicht erst nachträglich. Auch wird das im frühesten Stadium schon vorhandene Syncytium nicht etwa später doch durch ein anderes Syncytium mütterlichen Ursprungs substituirt; es bleibt erhalten, gewinnt immer mehr an Mächtigkeit und bildet schliesslich die Hauptmasse der Placenta foetalis. Auch hat die die ersten Bluträume

begrenzende ectodermale Syncytiumschicht schon von Anfang an ein ganz charakteristisches Aussehen und gleicht dabei vollkommen dem Syncytium des Zottenüberzuges in der ausgebildeten Placenta, nur dass in den tieferen Schichten der letzteren das Protoplasma desselben später ein eigenthümliches gestricheltes Aussehen erhält, an vielen Stellen durch feine Zellgrenzen deutlich abgetheilte Territorien bildet und sich dann die Kerne in den letzteren gruppenweise ansammeln, wie ich es in meiner früheren Arbeit schon beschrieben habe.

Ebenso wie Marchand (S. 33) kann ferner auch ich mit der grössten Bestimmtheit das Endothel bis zum Uebergange in die grösseren Bluträume verfolgen. Nach Marchand sollen aber diese Endothelzellen unter Vermehrung der Kerne und Umwandlung in grosse Zellkörper mit zartem, feinfaserigem Protoplasma die Bluträume auskleiden. Da die Syncytiummassen fortwährend wachsen, müsste diese Vermehrung der Endothelzellen eine sehr intensive sein; von solcher kann aber jedenfalls nicht die Rede sein; im Gegentheil, die letzten Endothelzellen (Fig. 7, *E*) sehen gewöhnlich in dem uns jetzt interessirenden Stadium noch klein aus und enthalten so selten Mitosen, dass die letzteren für die Entstehung des Syncytiums gar nicht in Betracht kommen können. Nach der Beschreibung von Marchand müsste ferner die Bildung der Syncytiummassen von der Tiefe nach der Oberfläche der Placenta hin erfolgen. Man sieht aber stets gerade das Gegentheil: das Plasmodium erscheint zu allererst unter der Oberfläche und um die wuchernden Ectodermfortsätze herum und dringt erst nachher in die Tiefe zwischen die mehrkernigen Glycogenzellen bis an die erhalten gebliebenen Endothelzellen, von welchen es dabei stets ohne Schwierigkeit unterschieden werden kann, in immer dünneren und sich immer mehr in abgegrenzte Protoplasmaklumpen zertheilenden Massen vor. Bei Annahme der Auffassung von Marchand würde es ausserdem überhaupt nicht begreiflich sein, wie sich beim Wachsthum der Ectoplacenta die Masse des die Zotten bekleidenden Syncytiums vergrössert. Ein eigenes Wachsthum kann das letztere nicht haben: seine Kerne zeigen weder Amitosen, noch Mitosen. Es müsste dann in den in die ectoplacentalen Bluträume mündenden Gefässen fortwährend eine ausserordentlich starke Vermehrung der daselbst befindlichen Endothelzellen und ein fortwährendes Nach-

rücken von neuen Massen des aus ihnen dabei entstehenden Syncytiums in die Ectoplacenta stattfinden, — solches wird aber nicht beobachtet. Das Syncytium des Zottenüberzuges findet eben, wie am Anfange, so auch bei der weiteren Entwicklung der Placenta, seine Quelle in der Zellschicht des Ectoderms, deren Zellen bis zur vollständigen Ausbildung der Placenta in reger Wucherung begriffen sind und, wie ich im Gegensatz zu Marchand (l. c. S. 35) hervorheben will, niemals von der Plasmodiumschicht so scharf und deutlich abgegrenzt sind, dass man von einem unmittelbaren Zusammenhange beider Zellarten nicht reden könnte. Immer findet man in der ectodermalen Zellschicht Stellen, wo die Elemente derselben einzeln oder in Gruppen in die Syncytiummasse übertreten; natürlich ist dieser Vorgang mit der Abnahme der Wachsthumsintensität der Ectoplacenta in den späteren Stadien auch immer seltener zu constatiren.

Wenn Marchand (S. 37) gegenüber mir erklärt, dass es von vornherein nicht wahrscheinlich sei, die so gleichartig aussehende Auskleidung der mütterlichen Bluträume in der Placenta foetalis und materna auf zwei verschiedene Ursprungsquellen zurückzuführen, so muss ich meinerseits bemerken, dass sich diese beiden Gewebsarten, also erstens das ectodermale Syncytium an der Zottenoberfläche und zweitens das hypertrophische Endothel der Bluträume der Placenta materna von einander in allen Beziehungen ausserordentlich deutlich unterscheiden. Die Grenze zwischen ihnen befindet sich in der Zwischenschicht der Placenta und bleibt, wie ich es schon früher angegeben habe und noch weiter unten darthun werde, immer sehr deutlich.

Während nun das Verhalten des Endothels der mütterlichen Gefässe bei der Bildung der Bluträume in der Placenta foetalis meiner Meinung nach ziemlich klar hervortritt, bietet in dieser Hinsicht ein anderer Gewebstheil im Gegentheil grosse Schwierigkeiten, — ich meine darunter die Glycogenzellen der Scheiden der oberflächlichen Gefässe. Wenn die Verbindung der letzteren mit den vom ectodermalen Plasmodium begrenzten Lacunen stattgefunden hat, werden, wie ich beschrieben habe, die Gefässscheiden in Folge von Hypertrophie der einkernigen Glycogenzellen und Bildung von mehrkernigen Glycogenzellen aus denselben aufgelockert, wobei die Glycogenzellen unmittelbar zwischen die Syncytiummassen zu liegen kommen. Gewöhnlich bleiben

sie dabei von den letzteren durch ihren starken Glycogengehalt und ihre Durchsichtigkeit leicht unterscheidbar, besonders wenn sie zusammenhängende Gruppen bilden, die vom embryonalen Syncytium allseitig oder theilweise umschlossen werden, wie ich es früher ausführlich beschrieben habe. Schwerer wird schon die Unterscheidung, wenn einzelne isolirte Glycogenzellen unter Glycogenschwund und Schrumpfung zu Grunde gehen und vom Syncytium resorbirt werden. Ausserdem hypertrophiren aber und verschmelzen miteinander die die Gefässscheiden zusammensetzenden Zellen sehr oft auch überhaupt ohne bedeutende Glycogenmengen in ihrem Zellleibe aufzuspeichern. Sie bilden dann verschieden grosse, gewöhnlich mehrkernige Zellkörper (Fig. 6, *Gz'* und Fig. 11, *Gz''*), die aus einem lockeren, netzartigen Protoplasma bestehen. Die Grenzen zwischen denselben und zwischen ihnen und dem angrenzenden embryonalen Syncytium sind keineswegs immer deutlich (Fig. 11); die Glycogenzellen scheinen dann an solchen Stellen unmittelbar in das letztere überzugehen. Auch die Kerne der Glycogenzellen erhalten oft bei ihrer Hypertrophie, wie ich schon bemerkt habe, die grösste Aehnlichkeit mit den Kernen des embryonalen Syncytiums. Besonders vergrössern sich die Nucleolen, die ebenso wie in den Kernen der letzteren oft verlängert oder sogar mit knospenförmigen Vorsprüngen versehen erscheinen. Zu alle dem kommt noch, dass an vielen Stellen auch das Protoplasma des ectodermalen Syncytiums erstens ein lockeres, netzartiges Gefüge erhalten und zweitens sich in einzelne, unvollkommen abgegrenzte, mehrkernige Zellterritorien differenziren kann (Fig. 11, *pb*), in welchen sich manchmal, ebenso wie in den Glycogenzellen, wenn auch viel seltener Blutkörperchen befinden. An solchen Stellen ist es oft ganz unmöglich, den Ursprung dieser oder jener Protoplasmamasse (Fig. 11, *e*) genau zu bestimmen. Jedenfalls können aber doch die beschriebenen Befunde zu der Annahme einer activen Theilnahme der Glycogenzellen an der Syncytiumbildung nicht berechtigen. Bei der ersten Eröffnung der mütterlichen Gefässe sind die Zellen der Scheiden derselben stets deutlich erkennbar, das heraustretende Blut begegnet einem Syncytium unzweifelhaft embryonaler Herkunft und es entstehen im letzteren sofort Lacunen, die weit entfernt von jedem mütterlichen Gewebe überhaupt liegen. Ausserdem sind an den Glycogenzellen, ebenso wie an den Endo-

thelzellen, keine so intensiven Wucherungsvorgänge zu bemerken, wie sie vorhanden sein müssten, wenn diese Elemente die ganzen Syncytiummassen der Placenta foetalis zu bilden hätten. Was aus den beschriebenen atypischen Glycogenzellen später wird, lässt sich nicht für alle Fälle bestimmt sagen. Zum Theil können sie sich nachträglich durch Anhäufung von Glycogen wieder in typische Glycogenzellen verwandeln, zum Theil liefern sie die genauer weiter unten beschriebenen, die Zwischenschicht der Placenta charakterisirenden Riesenzellen mit Einschlüssen im Protoplasma, zum Theil können sie endlich vom embryonalen Gewebe umwachsen und zerstört werden.

Schwangerschaft von 11×24 Stunden.

Im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium sind im vorliegenden keine principiell neuen Gewebstheile erschienen; es haben sich bloss die schon früher angelegten weiter differenzirt und entwickelt. Da diese Differenzirungs- und Entwicklungsprocesse eigentlich nicht mehr zu den frühesten Stadien der Placentaentwicklung gehören, die uns hier vornehmlich interessiren, und da sie von mir in meiner früheren Arbeit und auch von anderen Autoren ausführlich beschrieben worden sind, so werde ich mich kurz fassen und hauptsächlich nur das Verhalten der Gefässe in der Zwischenschicht der Placenta berücksichtigen.

In der Placenta materna ist zwischen den nunmehr schon sehr dicken Gefässscheiden nur sehr wenig fibrilläres Bindegewebe übrig geblieben. Die Scheiden setzen sich aus sehr stark glycogenhaltigen Zellen zusammen. Die letzteren haben einen sehr kleinen Protoplasmakörper, der nach allen Seiten Ausläufer von verschiedener Dicke zur Membran entsendet. Die Zellmembranen sind aber an vielen Stellen jetzt nicht mehr vollkommen, so dass das Glycogengewebe an diesen Stellen eher den Eindruck eines reticulären macht (Fig. 12, *p*) und das Glycogen zum Theil auch zwischen den Zellen liegen kann. Das Endothel dieser Gefässe, dessen Zellen schon früher angefangen haben, sich zu vergrössern, sieht jetzt schon bedeutend hypertrophisch aus und es sammeln sich an der Oberfläche desselben schon zahlreiche Leucocyten an.

Die Placenta foetalis besteht jetzt schon aus ziemlich langen, von der wuchernden Zellschicht des Ectoderms gebildeten Zotten, welche schon embryonale Gefässe führen und sich immer

mehr verzweigen. Zwischen den Zotten befindet sich das vielgestaltige Netzwerk des Syncytiums mit den Blutlacunen.

Die Zwischenschicht besteht auch jetzt, ebenso wie früher, aus zwei besonderen Schichten: aus einer oberflächlichen, die fast ausschliesslich von grossen Massen hypertrophischer, mehrkerniger Glycogenzellen, und aus einer tieferen, die ausser den letzteren auch von jetzt schon ganz degenerirten und zerfallenen Resten des Uterusepithels gebildet wird.

Die Gefässe, die hier dahinziehen und die Bluträume der Placenta foetalis mit denen der Placenta materna verbinden, haben keine Gefässscheiden, wenn man nicht die grossen, unregelmässigen Massen der sie umgebenden mehrkernigen Glycogenzellen als solche ansehen will; sie besitzen ein stellenweise ziemlich enges, stellenweise aber erweitertes Lumen, verlaufen geschlängelt und werden daher vom Schnitt nur selten in ihrer ganzen Länge getroffen. Wo solches der Fall ist, erhält man aber sehr instructive Bilder (Fig. 12). In den oberflächlicheren Theilen wird das Lumen des Gefässes durch ectodermale Plasmodiummassen (*pb*) begrenzt; in dem letzteren liegen hier und da kleine, geschrumpfte, degenerirende Zellen (*z*) (Glycogenzellen?), treten als deutliche, helle, zellreiche Herde (*cb*) die verschieden geformten Durchschnitte der Zotten mit ihrer ectodermalen Zellschicht hervor und ziehen in allen Richtungen mütterliches Blut führende Lacunen (*l*).

In den tieferen Theilen sehen wir die Wandung des Gefässes aus ganz anderen Gewebselementen zusammengesetzt. Die Hauptmasse der Wandung bilden hier Glycogenzellen, zum Theil mehrkernige (*Gz'*), zum Theil noch einkernige (*p*), welche oft, wie gesagt, deutlich zu einem reticulären Netzwerke vereinigt erscheinen. Auf den Glycogenzellenmassen liegen Endothelzellen, die besonders hier, in der Tiefe der Zwischenschicht, stark hypertrophiren (*E''*), sich manchmal, wenn auch selten, theilen (*f*) und im Zellkörper gewöhnlich eine Menge zerfallender rother und weisser Blutkörperchen beherbergen. Die Kerne der Zellen sind sehr gross, chromatinreich und haben eine unregelmässige, höckerige Form.

Zwischen den beiden beschriebenen Abschnitten, dem oberflächlichen und dem tieferen, befindet sich die interessanteste Stelle der ganzen Placenta (*x*); hier grenzen nach meiner Mei-

nung die embryonalen und mütterlichen Gewebe aneinander. Nach aufwärts hören die grossen Endothelzellen plötzlich auf; eventuell können hier noch zahlreiche kleinere, nicht so stark hypertrophirte liegen (*E'*). Von den oberflächlicheren Abschnitten des Gefässes her sind die Plasmodiummassen bis zu den letzten Endothelzellen oft aber noch nicht herangekommen, und in dem Zwischenraume grenzen deswegen die Glycogenzellen direct an das Lumen (bei *x*). Die letzteren liegen hier bunt vermischt mit tief eingedrungenen, oft isolirten ectodermalen Protoplasmaklumpen (*pb*) und ein grosser Theil von ihnen erleidet hier ganz besondere Veränderungen. Einkernig bleibend oder zuerst mehrkernige Zellen bildend, oft ganz isolirt mitten im Syncytium liegend, erleiden sie eine sehr starke Hypertrophie, ebenso wie die in der Nähe liegenden Endothelzellen. Dabei speichern sie keine bedeutenden Glycogenmassen in ihrem Zellleibe auf, enthalten aber in desto grösserer Anzahl rothe Blutkörperchen (*w*), die allmählich zerfallen und Zelleinschlüssen ähnliche, homogene, intensiv sich färbende Gebilde zurücklassen, ebenso wie in den hypertrophischen Endothelzellen. Diese Zellen, die zum Theil direct am Lumen liegen, zum Theil vom letzteren durch andere Elemente abgegrenzt sind, und oft ganz isolirt im embryonalen Syncytium liegen, sind für die Zwischenschicht der Placenta, wo die mütterlichen und embryonalen Gewebe zusammentreffen, äusserst charakteristisch und sind von mir für die späteren Stadien schon früher ausführlich beschrieben (l. c. S. 107) und abgebildet (Fig. 5 u. 6) worden. Natürlich können, wie ich abermals hervorheben will, manchmal auch Endothelzellen bei ihrer Hypertrophie in der Zwischenschicht ein ganz ähnliches Aussehen erhalten, wie die soeben beschriebenen Glycogenzellen. Es ist noch hinzuzufügen, dass sich im Lumen der beschriebenen Gefässe stets besonders grosse Leucocytenmengen (Fig. 12, *Lkc*) anhäufen, besonders an der Oberfläche des hypertrophischen Endothels und der Glycogenzellen.

Schluss.

Die Hauptresultate meiner Untersuchungen kurz recapitulirend, komme ich zu folgenden Ergebnissen.

Im Bereich der Ectodermwülste befinden sich schon im Schwangerschaftsstadium von 8×24 Stunden zwei Schichten:

eine innere, aus wucherndem Epithel bestehende, und eine äussere, syncytiale, die sich an die Oberfläche der Placentarfalten anlegt. Das Epithel der letzteren verwandelt sich ebenfalls in eine syncytiale Masse, welche vom ectodermalen Plasmodium rasch in die Tiefe der Drüsen verdrängt wird und allmählich vollständig degenerirt. Das ectodermale Plasmodium dringt dann in das Gewebe der Schleimhaut ein, ausserdem entsendet das Ectoderm in die letztere auch hohle, zellige Primordialzotten. Während sich in der Tiefe der Schleimhaut dicke, aus Glycogenzellen bestehende Scheiden um die Gefässe bilden, haben die oberflächlichen Gefässe dünne Wandungen, die hauptsächlich aus einkernigen Glycogenzellen bestehen und eine nur unvollkommene Endothelbekleidung besitzen, wobei die Endothelzellen bis in den zehnten Tag noch keine namhaften progressiven Erscheinungen darbieten. Das ectodermale Plasmodium umwächst nach Verdrängung des uterinen Epithels allseitig diese oberflächlichen Gefässe, die Wandungen der letzteren werden in Folge von Hypertrophie der Glycogenzellen gelockert, durch den Blutdruck ausgedehnt und schliesslich durchrissen, so dass eine Extravasation direct in die Syncytiummassen erfolgt. Es entstehen in den letzteren dadurch sofort mit mütterlichem Blut gefüllte Lacunen, die sich beim weiteren selbständigen Wachsthum der embryonalen Gewebe, der ectodermalen Zellschicht sowohl, als auch des sich aus derselben fortwährend neubildenden Plasmodiums, in das complicirte, zwischen den Zotten befindliche Lacunensystem der Placenta foetalis verwandeln. In der Zwischenschicht der Placenta grenzen die Endothelzellen der aus der Tiefe emporkommenden mütterlichen Gefässe direct an das embryonale Syncytium der Blutlacunen der Placenta foetalis, ohne dass es möglich wäre, ein Eindringen derselben in die Lacunen zu constatiren. Vom 10. Tage an fangen diese Endothelzellen an zu hypertrophiren und bilden schliesslich die grosszellige Bekleidung der Bluträume der mütterlichen Placenta, die sich bis an die vom embryonalen Syncytium bekleideten Bluträume in der Zwischenschicht verfolgen lässt.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXX u. XXXI.

Sämmtliche Figuren wurden nach Präparaten, die in Zenker-scher Lösung fixirt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt worden waren, unter Benutzung der Zeiss'schen Oel-Immersion $^1/_{12}$, n. Ap. 1,30 und des Oculars Nr. 2 entworfen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

Bk = mütterliche Erythrocyten; *Bgz* = Bindegewebszellen der Uterusschleimhaut; *cb* = die aus der cellulären ectodermalen Schicht bestehenden Primordialzotten; *E* = Endothel der mütterlichen Gefässe; *Ed* = Ectoderm; *ek* = Kerne des ectodermalen Plasmodiums; *Gz* = einkernige Glycogenzellen; *Gz'* = vielkernige Glycogenzellen; *Gs* = Grundsubstanz des Schleimhautbindegewebes; *Lkc* = polymorphkernige Leucocyten des mütterlichen Blutes; *l* = mütterliches Blut enthaltende Lacunen im ectodermalen Plasmodium; *mg* = mütterliche Blutgefässe; *mk* = Kerne des aus dem Uterusepithel entstandenen Syncytiums; *pb* = ectodermales Plasmodium; *Spl* = Zellen der Somatopleura; *Uep* = Uterusepithel; *Uep'* = aus dem Uterusepithel entstandenes Syncytium; *x* = Uebergangsstelle des mütterlichen Gefässes *mg* in die Blutlacune *l* im ectodermalen Plasmodium.

Alle Figuren, ausser 9, 10, 11 und 12, beziehen sich auf Stellen, die nahe unter der Oberfläche der Placentaranlage liegen. Ueberall ist deswegen auch die oberflächliche Ectodermschicht *Ed* zu sehen.

Ausführliche Erklärung der Figuren im Text.

Fig. 1. Schwangerschaft von 8 × 24 Stunden. Rand des mit der Schleimhautoberfläche schon verklebten Bezirkes des Ectodermwulstes; *Bgz'* = Bindegewebszellen der Schleimhaut, die sich an die Gefässwandungen anlagern; *x* = freier Zwischenraum zwischen Ectoderm *Ed* und ectodermalem Plasmodium *pb*.

Fig. 2. Schwangerschaft von 9 × 24 Stunden. Das ectodermale Plasmodium *pb* dringt in die Tiefe ein und verdrängt das mütterliche Syncytium *Uep'*, welches sich in den mittleren Abschnitten der Drüsen zu grossen klumpenförmigen Massen ansammelt; *r* = Reste des Lumens in den Drüsen, zum Theil mit körnigen Zerfallsprodukten angefüllt; *t* = degenerirte mütterliche und embryonale Kerne; *o* = in dem Syncytium *Uep'* liegende, isolirt gebliebene mütterliche Epithelzellen; *z* = homogene, sich mit Eosin stark färbende Körper in den Drüsenepithelzellen; *ek'* = besonders tief eingedrungener embryonaler Kern; *q* = riesenzellenähnliche, noch nicht zu einer einheitlichen Syncytium-

masse verschmolzene mütterliche Epithelzellen; *v* = Secretcapillaren ähnliche Reste der Drüsenlumina in dem mütterlichen Syncytium *Uep'*; *u* = sich an die mütterlichen Epithelkerne innig anschmiegende embryonale Kerne; *s* = sich in Glycogenzellen verwandelnde Endothelzellen; *Gs'* = dünne, zwischen den oberflächlichen Gefässen *mg* und dem ectodermalen Plasmodium *pb* noch übrig gebliebene Reste der Schleimhaut-Grundsubstanz; *y* = Stellen, an welchen das ectodermale Plasmodium *pb* in die Schleimhaut eindringt, und in der Grundsubstanz der letzteren körnige Massen entstehen.

Fig. 3. Schwangerschaft von 10×24 Stunden. Nahe am Rande der Placentarstelle befindliche Partie.

Fig. 4—11. Schwangerschaft von 10×24 Stunden. Stellen aus den mittleren Bezirken der Placentarstelle; in den Figg. 4, 5, 6 und 7 sind Längsschnitte von Gefässen dargestellt, die in die vom embryonalen Plasmodium begrenzte Lacunen münden.

Fig. 4. Der Blutraum der Placenta foetalis *l* ist eben entstanden; *s* = sich in eine Glycogenzelle verwandelnde Endothelzelle.

Fig. 5. *v* = im ectodermalen Plasmodium *pb* entstehende, sich später mit mütterlichem Blute erfüllende Vacuolen; *E'* = degenerirte, abgetossene Endothelzelle; *n* = im ectodermalen Plasmodium *pb* liegende degenerirte Zelle (Glycogenzelle?).

Fig. 6. *Bk'* = in Glycogenzellen eingeschlossene mütterliche rothe Blutkörperchen.

Fig. 7. *pb'* = verirrte Klumpen des ectodermalen Plasmodiums *pb* zwischen Glycogenzellen liegend; *Bk'* = in Glycogenzellen liegende Erythrocythen; *E'* = etwas hypertrophische Endothelzellen.

Fig. 8. *Gz''* = Unmittelbar unter der Oberfläche liegende, vom ectodermalen Plasmodium *pb* umringte, isolirte grosse Glycogenzelle mit Sphäre und centrosomenähnlichem Körperchen.

Fig. 9 u. 10. Stellen aus der Zwischenschicht der Placenta, die die degenerativen Veränderungen des Uterusepithels veranschaulichen; *Uep''* = zerfallendes, vacuolisirtes Protoplasma des mütterlichen Syncytiums; *Gz''* = besonders stark vergrösserte mehrkernige Glycogenzellen; *d* = Blutextravasat; *V* = grosse Hohlräume in den Syncytiummassen.

Fig. 11. Aus der Zwischenschicht der Placenta. *Gz''* = hypertrophische, wenig Glycogen enthaltende, atypische Glycogenzellen; *e* = Zellformen, von denen es unmöglich ist, zu entscheiden, ob sie embryonaler oder mütterlicher Herkunft sind.

Fig. 12. Schwangerschaft von 11×24 Stunden; Zwischenschicht der Placenta; Längsschnitt durch ein Gefäss; *p* = einkernige Glycogenzellen, die ein reticuläres Gewebe bilden; *E''* = stark

hypertrophische, zerfallende rothe Blutkörperchen und Leucocyten enthaltende Endothelzellen (Zellen des „endovasculären Plasmodiums" von Duval); f = Mitose in einer solchen Zelle; E^{1} = die letzten, etwas vergrösserten Endothelzellen; w = stark vergrösserte, zerfallende Blutelemente enthaltende, für die Zwischenschicht der Placenta charakteristische Glycogenzellen; z = degenerirte Zelle (Glycogenzelle?) mitten unter ectodermalen Plasmodiummassen *pb*.

Stabilitblock mit Alkoholkammer und perforirte Färbschälchen zu einfacher Herstellung von Celloidin-Serien.

Von

Dr. **J. J. Streiff,**

Assistent am Laboratorium der Universitäts-Augenklinik Zürich.

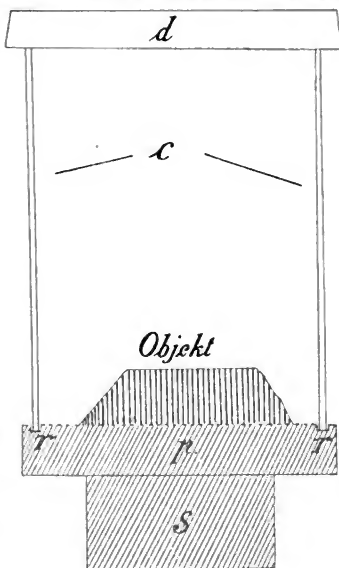
Mit 3 Textfiguren.

Obwohl ich das im Folgenden zu beschreibende Verfahren speciell bei Celloidinserien von Augenschnitten angewandt habe, kann es doch wohl auch beim Schneiden von anderen grösseren Objekten von Nutzen sein, wo es sich nicht darum handelt, mehrere Schnitte auf einen Objektträger zu bringen, sondern nur darum, eine geordnete Reihenfolge von Präparaten sich herzustellen.

In solchen Fällen ist z. B. die sonst vortreffliche bekannte Celloidinmethode von Weigert zu umständlich, besonders wenn man — wie es oft wünschenswerth erscheint — von aufeinanderfolgenden Schnitten gern den einen auf diese, den nächsten auf jene Art gefärbt oder sonst behandelt haben möchte. Selbst das einfachere Aufkleben der Schnitte, wie es kürzlich Argutinsky (Band 55 dieses Archivs, III. Heft, Seite 415) als praktisch angegeben hat, sollte man in solchen Fällen sich ersparen können. Bei dem Verfahren von Darkschewitsch, der in einem cylindrischen Glasgefäss die einzelnen Schnitte — durch Papierscheibchen getrennt — über einander schichtet, ist das Papier, auf dem

jeweilen der Schnitt haftet, für die weitere Behandlung eine nicht sehr angenehme Beigabe. Eine solche wird vermieden bei jener anderen Methode, nach welcher die Schnitte einfach in einen Schnittbehälter kommen, der in nummerirte Fächer abgetheilt ist. Da aber ein solcher Behälter doch nur für eine beschränkte Zahl von Schnitten berechnet ist, so konnte man bei grösseren Serien davon kaum Gebrauch machen.

Ein Nachtheil aller mir bekannten Verfahren war nämlich der, dass man stets das Objekt von vornherein in eine längere Serie von Schnitten zerlegen musste. Es schien dies bisher deshalb nöthig, weil man einerseits den Celloidinblock nicht eintrocknen lassen durfte, andererseits ein jeweiliges Zurückbringen desselben in verdünnten Alkohol und nachheriges Wiedereinbringen ins Mikrotom durch geringe Verschiebung der alten Schnittebene stets ein paar Schnitte verlieren liess.



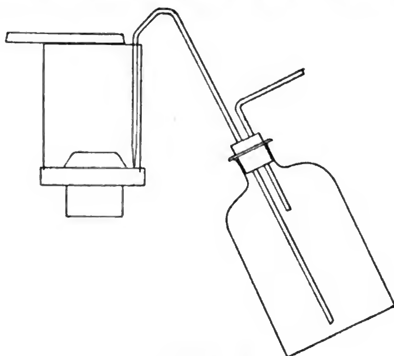
Textfigur 1.

Ich habe deshalb ein Verfahren gesucht, das einmal diesen letzteren Nachtheil vermeiden soll, und das zugleich einen, für die im Anfang genannten Zwecke, unnöthigen Zeitaufwand zu ersparen vermag.

Dazu bedient man sich der folgenden einfachen Einrichtung.

Ein Stabilitblock *S* (siehe Textfigur 1) trägt eine grössere Stabilitplatte *p*, die mit dem Block durch 4 Schrauben unverschieblich fest verbunden ist. Auf dieser Platte ist in der Mitte das in Celloidin eingebettete Objekt in gewohnter Weise auf-

geklebt worden. Nun schneidet man eine Serie von 10 Schnitten, die in 10 nummerirte Schälchen (perforirte Schälchen, von denen nachher die Rede sein soll) der Reihe nach vertheilt werden. Weiter wird nicht geschnitten, sondern man stellt jetzt in die einen Kreis beschreibende Rinne *r* der Stabilitplatte den Glascylinder *c*, welcher als Alkoholkammer dienen soll. Der Cylinder ist oben und unten eben geschliffen. Die glatten Ränder hat man mit etwas Vaselin bestrichen. Indem man jetzt den Cylinder etwas in die Rinne des Stabilitblockes andrückt, füllt man ihn rasch mit 80°/$_0$igem Alkohol bis fast an den oberen Rand, den man sogleich mit der bereit gehaltenen Glasplatte *d* bedeckt. Dadurch wird der Cylinder luftdicht abgeschlossen. Das Schnittobjekt bleibt auf diese Weise von Alkohol umgeben,



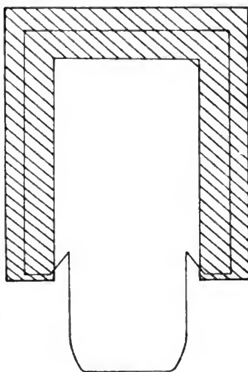
Textfigur 2.

dessen Ausfliessen durch den äusseren Luftdruck durchaus verhindert ist, und man kann es jetzt beliebig lange stehen lassen, bis man die ersten 10 Schnitte behandelt hat. Will man nachher die Serie fortsetzen, so schiebt man einfach die Cylinderdeckplatte etwas bei Seite und entleert die Alkoholkammer durch Saugheberwirkung. Dabei bedient man sich am besten einer Flasche, wie man sie im Laboratorium als Spritzflasche für destillirtes Wasser gebraucht (siehe Textfigur 2). Den abgebogenen, spitz zulaufenden Theil der langen Glasröhre senkt man in die Alkoholkammer ein, wonach durch einmaliges Ansaugen an der

kurzen Glasröhre die Heberwirkung zustande kommt. Den entleerten Glascylinder kann man nun einfach wegnehmen und das Objekt in der früheren Schnittebene weiter schneiden[1]).

So kann man auf bequeme Weise, ohne weitere umständliche und zeitraubende Methoden Ordnung in der Serie halten. Von Vortheil ist ferner, dass die Alkoholkammer es möglich macht, nach jeden 10 Schnitten zu controlliren. Wir haben es so in der Hand, bei den nächsten Schnitten die durch das Studium der vorhergehenden als zweckmässig erscheinende Färbung oder Reaktion anzuwenden.

Um schon am ungefärbten oder an einem z. B. aus der Hämalaun-Lösung kommenden Schnitte über seine topographischen Verhältnisse, aber auch über feinere Structuren sich orientiren zu können, benutzt man mit Vortheil ein kleines Hülfsmittel, das man sich selbst herstellen kann: aus einem Brettchen (etwa dem Deckel einer Cigarrenkiste) sägt man sich einen hufeisenförmigen Rahmen von der Grösse des Mikroskopobjekttisches zurecht (siehe Textfigur 3). Auf den Rahmen klebt man eine Glimmerplatte, die am offenen Ende des Hufeisens in Form einer Schaufel hinausragt. Beim Gebrauch dreht man den Rahmen mit der Glimmerplatte um und kann nun mit einem feinen Pinsel den zu besichtigenden Schnitt aus der Flüssigkeit auf die Schaufel und weiter auf die Unterseite der Platte hinaufziehen. Dann legt man den Schnittträger mit dem Schnitt nach unten auf den Objekttisch, wo das Präparat nun auch bei starker Vergrösserung betrachtet werden kann.


Textfigur 3.

Vielleicht interessiren uns für eine bestimmte Untersuchung nur die ersten paar Schnitte eines Präparates; dann haben wir nicht unnöthigerweise das Ganze in Schnitte zerlegt und können den ungeschnittenen Theil für andere Studien später beliebig verwenden. Auch kann es oft erst im Verlauf der Untersuchung

1) Ein solcher Stabilitblock mit Glascylinder wird von der bekannten Fabrik von R. Jung in Heidelberg genau nach Angabe angefertigt.

sich als wünschenswerth herausstellen, die Schnittebene zu verändern.

Die Brauchbarkeit dieser Methode wäre nun aber eine bedingte, wenn man die in je ein besonderes Schälchen übertragenen Schnitte auch gesondert behandeln müsste. Ich bin deshalb darauf gekommen, diese Schälchen zu perforiren. Bei der Verwendung solcher perforirter Färbschälchen, die auch sonst manche Vortheile bieten, ist dann eine gemeinsame Färbung von wenigstens 10 Schnitten ermöglicht.

Es ist mir erst jetzt, wo ich diese Art der Färbung mittheilen wollte, bekannt geworden, dass das Princip derselben nicht neu ist. M. v. Lenhossék hat in der Zeitschrift für Mikroskopie (Bd. III, Seite 53) für Serienpräparate aus dem centralen Nervensystem eine in Fächer abgetheilte, siebartig durchlöcherte Schale aus Zinkblech angegeben, die mit den darin vertheilten Schnitten jeweilen in die anzuwendenden Färbeflüssigkeiten hineingestellt wird. Für seinen besonderen Zweck war dieses Hülfsmittel gewiss das einfachste. Das angewandte Material verträgt aber nicht alle Reagentien, weshalb E. Steinach (in Bd. IV, Seite 435 derselben Zeitschrift) eine Siebdose aus Glas zur Vereinfachung der Behandlung mikroskopischer Präparate empfohlen hat. Man könnte nun auch für Serien die Steinach-schen Schalen benützen. Dadurch würde das Verfahren aber unnöthig theuer werden.

Die einfachen Schälchen, deren ich mich bediene, erfüllen ihren Zweck vollkommen und können von jedem geschickten Glasbläser aus gewöhnlichen Schälchen hergestellt werden. Sie haben einen Durchmesser von 5 cm bei 3 cm Höhe. Der dünne Boden besitzt nahe der Peripherie an 4 Stellen ein 2 mm weites Loch, während in der Wand des Schälchens — dem Boden möglichst nahe — an zwei gegenüberliegenden Orten eine $2^1/_2$ mm weite Oeffnung angebracht ist[1]). Nahe dem oberen Rand trägt ferner jedes Schälchen seine besondere Nummer eingeätzt.

1) Zahlreichere Oeffnungen, wie sie die Steinach'sche Schale besitzt, sind hier nicht erforderlich. Die mehrfache Perforation vermehrt aber gerade die Schwierigkeiten der Herstellung erheblich. Ebenso sind die Vertiefung des Bodens und die Füsschen der Schale nicht nothwendig. Die Schälchen mit den wenigen, verhältnissmässig grossen Oeffnungen sind leicht zu reinigen.

Bevor man ans Schneiden geht, giesst man nun in eine grosse Schale von ca. 23 cm Durchmesser und 5 cm Höhe 70%igen Alkohol (oder wenn man die Schnitte gleich weiter behandeln will, destillirtes Wasser) bis zu einer Schicht von ca. 1 cm Höhe. Dann stellt man in die Schale 10 perforirte Schälchen (No. 1—10). In diese Schälchen dringt durch die seitlichen Oeffnungen wie auch durch die kleinen Löcher am Boden die Flüssigkeit ein und man kann nun in die Schälchen die Schnitte der Reihe nach vertheilen. Von nun an bleibt jeder Schnitt in seinem Schälchen, sowohl bei der Färbung, wie bei der Uebertragung in Alkohol oder andere Reagentien. Man benutzt als Farb- und Alkoholbehälter Schalen von 15 cm Durchmesser (bei 4 cm Höhe), die je 5 perforirte Schälchen aufnehmen können, — zum Auswaschen zweckmässig die erste grosse Schale, in der alle 10 perforirten genügend Platz haben[1]). Die perforirten Schälchen brauchen keinen Deckel, sondern man deckt nur die grösseren Aufnahmeschalen mit einem gut schliessenden, übergreifenden Deckel zu. Die Färbung geht nun so vor sich, dass man jeweilen 2—4 perforirte Schälchen an dem über den Flüssigkeitsspiegel genügend vorragenden Rand mit blossen Fingern fasst und emporhebt. Dabei fliesst die Flüssigkeit aus den Bodenöffnungen der Schälchen ab, wonach man dieselben in die nächste Flüssigkeit (Farbe, Waschwasser oder Alkohol) hineinstellt, die dann wieder zu den Schnitten durch die Oeffnungen eindringt. So braucht man die Schnitte selbst bei der ganzen Färbung nicht mehr zu berühren, bis sie in 96%igem Alkohol sich befinden. Mit 96%igem Alkohol fülle ich die Aufnahmeschale in höherer Schicht an, so dass der Alkohol bis zum Rand der perforirten Schälchen eindringt, damit man die Schnitte von da leichter auf den Spatel ziehen kann, mit dem nun jeder Schnitt gesondert in Bergamottöl (oder andere Aufhellungsflüssigkeit) übertragen wird.

Dieses Uebertragungsverfahren, welches die Schnitte selbst bis zum Schluss der Färbung vor jeder Manipulation bewahrt, hat einen grossen Vorzug besonders bei grösseren dünnen Schnitten, für die das Verfahren ja besonders gelten soll. Eine Annehmlichkeit ist es auch, dass man die Schnitte in den dunkeln Farb-

1) Am besten benutzt man noch eine kleine Schale als erste Auswaschschale zum Abspülen der perforirten Schälchen.

lösungen nicht zu suchen braucht, wenn man sie einfach im perforirten Schälchen herausheben kann.

Da ich die Methode nun seit längerer Zeit anwende, kann ich auch von vornherein den Einwänden entgegentreten, die etwa gegen sie erhoben werden könnten: Die Flüssigkeiten tropfen von der glatten Glaswand sehr leicht ab, und das Auswaschen lässt sich in den Schälchen, die man etwas schüttelt, gründlich bewerkstelligen. Die Schnitte werden bei richtig angebrachten Oeffnungen nicht in diese eingezogen. Der Verbrauch an Flüssigkeiten könnte auf den ersten Blick etwas gross erscheinen. Aber man kann diese Flüssigkeiten (wenn man die Farblösungen von Zeit zu Zeit filtrirt) in den gut zugedeckten grösseren Schalen lange stehen lassen und des öfteren wieder anwenden. Die Auswaschflüssigkeiten giesse ich jeweilen in besonders dafür bestimmte Flaschen, so dass man sie für das erste Auswaschen bei der nächsten Färbung benützen kann.

Mir selbst hat sich denn die Färbung mittelst der perforirten Schälchen als recht praktisch erwiesen. Ich glaubte deshalb von einer Beschreibung ihrer Verwendung nicht abstehen zu sollen, da offenbar die früheren Steinach'schen Schalen viel weniger bekannt geworden sind, als sie es verdient hätten. Das ganze von mir angewandte Verfahren zur Herstellung von Celloidinserien wollte ich aber vor Allem deshalb mittheilen, weil man dabei mit kleinen einzelnen Arbeitszeiten sehr gut auskommt. So kann mittelst dieser Methode auch der eine Serienuntersuchung machen, dem seine Arbeit keine längere mikroskopische Beschäftigung erlaubt, der aber doch gerne regelmässig eine bestimmte Zeit für selbständiges mikroskopisches Studium erübrigen wollte.

Meinem hochverehrten Chef, Herrn Prof. Haab, möchte ich für das freundliche Entgegenkommen, womit er mir die Ausführung dieses Verfahrens ermöglichte, auch hier meinen besten Dank aussprechen.

Zürich, den 25. Mai 1900.

Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria.

Skelettsystem, schallleitender Apparat, Hirnnerven etc.

Von

Prof. Dr. **H. Schauinsland**, Bremen.

Hierzu Tafel XXXII, XXXIII und XXXIV.

Eingegangen den 10. Juli 1900.

Ueber fortgesetzte Studien zur Entwicklung von Sphenodon gestatte ich mir im Folgenden einen Bericht zu bringen, der sich auf das Skelettsystem, den schallleitenden Apparat, die Hirnnerven, den 1. und 2. Cervicalnerv u. a. m. erstreckt.

Wirbelsäule.

Bei Embryonen eines Entwicklungsstadiums, auf welchem zwar die Extremitätenknospen äusserlich noch nicht bemerkbar sind, deren Erscheinen aber bald bevorsteht, zeigen die Ursegmente in der hinteren Körperregion noch ein ziemlich ursprüngliches Verhalten; die Urwirbelhöhle ist noch allseitig geschlossen und hat sich noch nicht geöffnet; letzteres ist jedoch am vorderen Körperende der Fall, denn hier haben sich die Ursegmente bereits weiter differenzirt, die Muskelplatte ist aufgetreten, die Ursegmenthöhle hat sich in der Mitte des Segments geöffnet, und aus ihr ergiessen sich gleichsam die skelettogenen Zellen und vertheilen sich in lockerem Gefüge um Chorda, Nervenrohr und Aorta. Die Chorda zeigt noch keine Vakuolisirung.

Auf einem etwas vorgeschritteneren Stadium — die Extremitätenknospen sind eben äusserlich sichtbar geworden — hat die Differenzirung an den vorderen Ursegmenten weitere Fortschritte gemacht; wir können an ihnen ein „Myotom" und ein „Sklerotom" unterscheiden. Die Zellen des letzteren zeigen mehr Zusammenhang untereinander wie die skelettogenen Zellen des vorigen Stadiums; sie haben sich zu förmlichen Bogen um das Nervenrohr angeordnet und sich zwischen dieses und das Myotom hineingeschoben.

Während hier an der Chorda eine Vakuolenbildung eben erst beginnt, ist diese bei einem etwas älteren Embryo bereits weit vorgeschritten und zwar vorne im Rumpf in höherem Grade wie in den kaudalen Partieen. Damit Hand in Hand geht die Entwickelung der (inneren) Chordascheide, eine von den peripheren Chordazellen — die übrigens hier durchaus noch nicht ein sogenanntes Chordaepithel bilden — ihren Ursprung nehmende kutikulare Bildung. Wo die Vakuolisirung einen gewissen Grad erreicht hat, erscheint auch die sich sehr distinkt färbende Chordascheide, welche an Deutlichkeit kaudalwärts immer mehr abnimmt, um schliesslich mit dem Aufhören der Vakuolen ebenfalls gänzlich zu verschwinden.

An den Ursegmenten dieser Entwicklungsstufen machen sich weitere wichtige Veränderungen bemerkbar. Bei den Sklerotomen haben die medialen Partieen sich fester um die Chorda angeordnet; diese perichordalen Zellen des Sklerotoms der einen Seite fliessen mit denen des Sklerotoms der anderen Seite zusammen und bilden so einen 1 bis 2 Zellen starken, geschlossenen Ring um die Chorda, die erste Andeutung des „primären Wirbelkörpers" (oder richtiger gesagt von Komponenten desselben).

In dem Ursegment ist ausserdem die Intervertebralspalte der Autoren (Ebner etc.) sowohl in der Höhe des Rückenmarkes als auch der Chorda deutlich sichtbar, und durch sie zerfällt das Sklerotom in zwei fast völlig gleiche Theile, einen kranialen und einen kaudalen; die Spalte geht jedoch nicht bis auf die Chorda hindurch, sondern erstreckt sich nur bis auf die eben erwähnte perichordale Schicht.

Die Grenzen des ursprünglichen Ursegments machen sich noch äusserst scharf bemerkbar, nicht allein durch die intersegmentalen Gefässe, sondern auch durch eine beträchtliche Spalte, die Myotom, Sklerotom nebst perichordaler Schicht des einen Segments von den gleichen Elementen des vorhergehenden oder nachfolgenden scheidet.

Betrachten wir darauf einen bedeutend älteren Embryo, bei dem jedoch im ganzen Bereich der Wirbelsäule noch keine Spur von Knorpel, ja selbst nicht einmal Vorknorpelgewebe vorhanden ist! Die Chorda ist nun in ihrem ganzen Verlauf mit Ausnahme etwa der Schwanzspitze vakuolisirt; ihre peripheren Zellen haben

sich zu einer regelmässigen Schicht angeordnet, welche man Chordaepithel nennen mag, wenngleich sie eigentlich nicht das vorstellt, was man sonst unter einem Epithel zu verstehen gewohnt ist.

Die Chordascheide, welche bereits im vergangenen Stadium erschien, ist hier überall vortrefflich entwickelt. Vorgreifend will ich bei der theoretischen Wichtigkeit der Frage gleich hier schon bemerken, dass die Entstehung derselben von der Chorda aus absolut zweifellos ist (wie es ja bereits aus ihrem ersten Auftreten hervorgeht), und dass sie nicht etwa von den perichordalen Zellen des Sklerotoms herrührt. Bei älteren Embryonen, bei denen bereits eine Verknorpelung resp. eine Verknöcherung des Wirbels stattgefunden hat, kann es wohl vorkommen, dass man auf Querschnitten die Chorda geschrumpft antrifft und ihre Scheide nicht an dem Chordaepithel, sondern am (primären) Wirbelkörper haften sieht; es ist leicht möglich, namentlich auf Längsschnitten verschiedener Körperregionen, sich davon zu überzeugen, dass dieses Verhalten nur ein sekundäres ist. (Bei erwachsenen alten Thieren ist übrigens an der Scheide, welche früher völlig einheitlich war, eine äusserste, ganz dünne Schicht erkennbar, die sich von einer bedeutend voluminöseren inneren Lage bei richtiger Färbung abhebt.)

In den centralen Partieen der Chorda beginnen in dieser Zeit eigenthümliche Gebilde aufzutreten, die sich während eines langen Zeitabschnittes des Embryonallebens erhalten. Es sind entweder einzelne Partikel, die das Aussehen von Kernen besitzen, nur dass sie grösser sind, wie die Kerne der Chordazellen und sich auch vollständig anders färben wie diese (durch Hämatoxylin werden sie z. B. hell veilchenblau tingirt, während die Chordakerne schwarzblau erscheinen), oder sie treten zu mehreren vereint auf und machen sich dann als dünne, stab- oder schlauchartige Stücke von oft nicht unbedeutender Länge bemerkbar, welche im centralen Theil der Chorda parallel der Längsaxe derselben verlaufen; im letzten Fall sind sie meistens von Protoplasmaanhäufungen umgeben, in welchen sich richtige Chordazellenkerne in grösserer Menge vorfinden. Ich habe für diese Dinge keine rechte Erklärung, wenn ich dabei auch an die centralen grossen Chordazellen des Amphioxus gedacht habe, welche uns Klaatsch (69) beschreibt. In Anbetracht

dessen, dass die einzelnen Stücke wie mehr oder weniger im Zerfall begriffene Kerne aussehen, neige ich vorläufig noch am meisten der Ansicht zu, dass es Ueberreste von Chordazellen sind, welche sich nicht an der Vakuolisirung betheiligt haben und allmählich zu Grunde gehen.

Auch in diesem schon so weit vorgeschrittenen Stadium lassen sich die einzelnen Ursegmente noch immer mit grosser Sicherheit von einander unterscheiden; nur die medialen Theile derselben, die perichordalen Zellen, grenzen sich nicht mehr entsprechend den ursprünglichen Segmenten von einander ab, sondern die des einen Segments gehen ohne trennende Linie in die des vorhergehenden oder nachfolgenden über.

Der kraniale und kaudale Theil des Sklerotoms (mit Ausschluss der Perichordalzellen) ist gegen früher weiter auseinandergerückt. Wir finden daher in der Mitte desselben nicht mehr die ehemalige unbedeutende „Intervertebralspalte", sondern sehen an dieser Stelle bereits die Einleitung zu einer sich bald vollziehenden völligen Trennung. In der Höhe der Chorda weichen dabei die beiden Sklerotomhälften etwas bogenförmig auseinander, und in die dadurch entstandene Lücke wuchern die Perichordalzellen hinein. Innerhalb eines Ursegments haben wir an letzteren daher von nun an je eine kraniale und kaudale dünne, nur 1—3 Zellen starke Partie und eine mediale, bedeutend dickere aber kürzere zu unterscheiden, welch' letztere sich auch bereits histologisch durch eine etwas abweichende Zellform von den übrigen zu differenziren beginnt. Das kraniale wie auch das kaudale Sklerotomstück ist dorsal so weit in die Höhe gewachsen, dass es das Nervenrohr völlig umgiebt, welches nunmehr, da sich die entsprechenden Sklerotomtheile der rechten und der linken Seite vereinigen, in vollständige Bogen eingeschlossen ist. Während sich diese an dem vorderen und hinteren Sklerotomabschnitt dorsalwärts entwickeln, findet derselbe Vorgang auch an dem medialen Theil des ursprünglichen Ursegments in ventraler Richtung statt. Von der eben erwähnten dicken medialen Partie der Perichordalzellen aus erstrecken sich nämlich ebenfalls derartige Anlagen, welche genau in derselben Weise, wie die ihnen entsprechenden der beiden andern Sklerotomtheile das Nervenrohr umhüllen, sich um die ventral von der Chorda verlaufenden Blutgefässe legen und dieselben — wenigstens in dem

grössten Theil der Schwanzregion — mit einem völlig geschlossenen Bogen umfassen. Im Rumpf dagegen wachsen dieselben nicht so weit aus, sondern bleiben flacher und legen sich den medialen perichordalen Zellen jedes Ursegments nur als „hypochordale Spange“ auf.

Drei Theile sind es somit hauptsächlich, welche wir an dem Sklerotom eines jeden Ursegments jetzt zu unterscheiden haben: Einen kranialen, einen medialen, einen kaudalen, und an jedem von diesen erscheinen wieder die perichordalen Zellen von den dorsalen resp. ventralen Bogenanlagen getrennt, von denen aus übrigens, wie wir sehen werden, sich nicht nur die Bogen der Wirbel, sondern auch andere Skelettheile entwickeln. Von Bedeutung für letzteren Punkt ist es, dass der kraniale und kaudale Sklerotomtheil schon jetzt lateralwärts in der Höhe der Chorda in mehr oder weniger lange Fortsätze ausgezogen erscheint; zwischen diesen — den späteren Rippen — spannen sich die primitiven Muskelfibrillen des Myotoms aus und verbinden sie miteinander.

Haben wir bis jetzt die verschiedenen Differenzirungen des Ursegments nur in Bezug auf dieses selbst betrachtet, so erübrigt es noch, sie mit Rücksicht auf die sich später entwickelnden Zustände zu besprechen, um zu sehen, wie aus einem „Urwirbel“ der bleibende Wirbel entsteht; denn trotz der noch vorhandenen Sonderung in Ursegmente ist es in diesem Stadium doch schon möglich, sich ein vollständiges Bild von der definitiven Wirbelsäule zu machen; je ein kranialer und ein kaudaler Sklerotomtheil hat sich nämlich schon so zusammengefügt, dass der spätere Wirbel deutlich erkennbar ist.

Es war schon oben erwähnt, dass die perichordalen Zellen jener Theile in dieser Entwicklungsperiode nicht mehr an den Grenzen der Ursegmente getrennt sind, sondern dort bereits ineinander übergehen, sie bilden somit ein einheitliches Stück, den „primären Wirbelkörper“.

In der Mitte (also an der Grenze der Ursegmente) ist derselbe am dünnsten, nach den Enden zu wird er allmählich dicker; er hat somit die Gestalt einer „Fadenrolle“ oder eines Sanduhrglases. Kranial und kaudal wird er begrenzt von den medialen Perichordalzellen des Sklerotoms, dem „primären Zwischenwirbelkörper“, wie man ihn nennen kann.

Der primäre Wirbelkörper wird fast allseitig umgeben von je einer kranialen und kaudalen „Bogenanlage“ des Sklerotoms zweier benachbarter Ursegmente; dorsal — unmittelbar unterhalb des Nervenrohrs — und ventral — oberhalb der Aorta — ist diese Umkleidung des primären Wirbelkörpers jedoch nur eine sehr dünne und kann — so namentlich im Schwanz — bisweilen auch vollständig fehlen.

Aus der dorsalen Partie dieser „Bogenanlage“ entsteht in der Umgebung des Nervenrohrs der Neuralbogen; aus denjenigen Theilen aber, welche in der Umgebung der Chorda sich um den primären Wirbelkörper legen, den „Bogenbasen“ also, werden die peripheren Theile des Wirbelkörpers, welche nach ihrer Verknorpelung und Verknöcherung zusammen mit dem primären Wirbelkörper den definitiven oder „sekundären“ Wirbelkörper bilden; lateral jedoch — in der Höhe der Chorda und ventral von ihr — nimmt aus der „Bogenanlage“ der Querfortsatz („Rippenträger“) und die Rippe selbst ihren Ursprung, indem sich dort, wie bereits bemerkt, die Sklerotomtheile in Fortsätze ausziehen, wobei sich kranialer und kaudaler Sklerotomtheil hier so dicht zusammenlegen, dass sie einen fast einheitlichen, spitzen Ausläufer darstellen.

Ich unterscheide, wie man sieht, mit Götte einen primären und einen sekundären Wirbelkörper. Ich halte demnach die Annahme für nicht richtig, dass der bleibende Wirbelkörper nur eine Verbreiterung der „Bogenbase“ ist. Das Anordnen der Perichordalzellen um die Chorda herum zur Bildung des primären Wirbelkörpers und das Auftreten der Bogenanlagen verläuft zwar gleichzeitig, aber dennoch nebeneinander; beides sind Elemente, die zusammen aus dem Sklerotom ihren Ursprung nehmen, sich aber von vorneherein unterscheiden und selbst beim erwachsenen Thier sich noch getrennt von einander nachweisen lassen. Primärer Wirbelkörper und Bogenbasen geben erst den sekundären Wirbelkörper.

Zu bemerken wäre noch, dass die Zellen, welche sich in der Mitte des Wirbelkörpers zwischen den beiden Bogenbasen einerseits und dem medialen Theile des primären Wirbelkörpers andererseits befinden, durch ihre Grösse und etwas blasige Beschaffenheit sich von den übrigen auszeichnen, und dass diese

Wirbelpartie sich stets von ihrer Umgebung namentlich bei gefärbten Präparaten durch ihr helles Aussehen unterscheidet.

Aus den medialen Perichordalzellen des Sklerotoms entsteht also, wie bemerkt, der primäre Zwischenwirbelkörper (theilweise den Bezeichnungen: Zwischenwirbelscheibe, Intervertebralring, Meniskus, Intercentrum etc. der Autoren entsprechend). Um ihn legen sich die unteren Bogenanlagen des Schwanzes und die, jenen homologen, hypochordalen Spangen (Froriep) des Rumpfes genau in derselben Weise, wie beim Wirbel die oberen, herum. Die Basen der unteren Bogen resp. Spangen umfassen den zu ihnen gehörigen Körper meistens aber nicht vollständig, sondern nur seitlich, sodass also dorsal der Körper von ihnen unbedeckt bleibt. Der primäre Zwischenwirbelkörper plus den Basen jener Bögen bildet den sekundären Zwischenwirbelkörper, und ihn zusammen mit seinen Bögen oder Spangen will ich „Zwischenwirbel" nennen. Zwischenwirbel und Wirbel zeigen demnach in diesem Stadium grosse Uebereinstimmung mit einander. Der wichtigste Unterschied zwischen ihnen ist der, dass jener nur aus einem Sklerotomstück (dem medialen) seinen Ursprung nimmt, dieser jedoch aus zweien (dem kaudalen und kranialen zweier benachbarter Sklerotome), und dass demnach auch die Anlage der Bogen bei dem einen unpaar, bei dem andern paarig ist.

Die Muskelfasern des Myotoms setzen sich an dem kaudalen Bogentheil des Wirbels (kraniales Stück des Sklerotoms) an, gehen über den Zwischenwirbel (medialer Theil des Sklerotoms) hinweg und befestigen sich an dem kranialen Bogentheil des nächstfolgenden Wirbels (kaudales Stück des Sklerotoms).

Alle Componenten der später ausgebildeten Wirbelsäule sind bereits jetzt — also in einem Stadium, das man kaum als bindegewebig bezeichnen kann, — vorhanden, and man erkennt daraus, dass die Angaben, die bleibende Wirbelsäule entwickele sich stets aus einer einheitlichen Gewebsmasse und werde erst segmentirt durch das Auftreten von Knorpel, zu modifiziren ist, denn in der That ist hier eine ganz bestimmte Gliederung vom ersten Augenblick an vorhanden.

Bevor ich die Betrachtung dieses Stadiums verlasse, habe ich noch auf einige scheinbar unbedeutende, für die Gestaltung der Wirbelsäule aber sehr wichtige Verschiedenheiten in dem Verhalten der Sklerotomtheile einzugehn. Während der vordere

und hintere Sklerotomtheil ursprünglich fast völlig gleich entwickelt sind, tritt darin allmählich eine Aenderung ein, die hauptsächlich durch die Grössenzunahme des spinalen Ganglions bedingt ist. Durch dieses wird der kraniale Sklerotomtheil (= kaudaler Wirbelbogentheil) in der mittleren Höhe des Rückenmarks fast vollständig verdrängt. Dorsal und ventral vom Ganglion dagegen findet eine so starke Reduktion jedoch nicht statt. Etwas dorsal von der Chorda ist das Ganglion bereits verschwunden und wir finden hier nur den Spinalnerv, welcher aber nicht innerhalb des kranialen Sklerotomtheils liegt, sondern zwischen den kranialen und kaudalen Sklerotomabschnitten lateral von den medialen Perichordalzellen (dem primären Zwischenwirbelkörper). In der Höhe der Chorda selbst liegt der Nerv ebenfalls in der medialen Partie; hier wird der kraniale Sklerotomtheil jedoch wieder beschränkt durch die Intersegmentalgefässe, welche sich von ihrer ursprünglich scharf begrenzten Lage zwischen je zwei Ursegmenten hier hinein verschoben haben.

Aus alledem ersieht man, dass das kraniale Sklerotomstück schwächer entwickelt ist wie das kaudale, eine Thatsache, welche auch dadurch zum Ausdruck kommt, dass auf tingirten Präparaten das erste viel heller, das zweite dunkler gefärbt erscheint, was namentlich auf Frontalschnitten recht deutlich ins Auge fällt. (O. Schulze u. a. haben bereits darauf hingewiesen.) Hiermit Hand in Hand geht eine weitere Verschiedenheit der beiden Sklerotomstücke; überall nämlich ist die Länge des lateralen Fortsatzes am kaudalen Sklerotomabschnitt beträchtlicher wie am kranialen; fällt dieses schon in der Höhe der Chorda auf, so wird es noch markanter in der ventral und lateral von dieser gelegenen Partie — also dort, wo wir es bereits direkt mit einer Rippenanlage zu thun haben. —

So wie eben beschrieben liegen die Verhältnisse im Rumpf; im Schwanz dagegen sind sie hiervon abweichend; denn hier tritt nicht ein solches Prävaliren des kaudalen Sklerotomtheils ein, wie denn auch eine Differenz in der Färbbarkeit zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitt kaum vorhanden ist. Das Ganglion liegt von vornherein zwischen den beiden Stücken und nicht innerhalb des kranialen; auch die Länge der lateralen Fortsätze ist nicht verschieden, sodass

also die ursprüngliche Gleichheit der Sklerotomabschnitte fast völlig gewahrt bleibt.

Die aus diesen Beobachtungen für die Entwicklung der definitiven Wirbelsäule sich ergebenden Consequenzen liegen auf der Hand. In der Rumpfpartie überwiegt der vordere Bogen — nicht Körper — (kaudaler Sklerotomantheil) beträchtlich; der hintere (kranialer Sklerotomantheil) betheiligt sich am Aufbau der bleibenden Wirbel meistens nur in geringerem Maasse.

Im Wirbelkörper wird dieses Missverhältniss zum grossen Theil wieder ausgeglichen, während die Entwicklung der Rippe aber wiederum nur vom vorderen Wirbelbogen und Wirbelbogenbase (kaudaler Sklerotomtheil) vor sich geht. In den letzten Rumpf-, den Sakral- und ersten Schwanzwirbeln findet hierin ein allmählicher Uebergang zu den im Schwanz vorherrschenden Verhältnissen statt, wo gemäss der gleichen Ausbildung der Sklerotomstücke auch die diesen entsprechenden Wirbeltheile sich gleichmässig entwickeln. Der vordere und hintere Wirbelbogen sind beide gut entwickelt, wenn auch später beim knorpligen und knöchernen Wirbel sich der vordere (kaudale Sklerotomtheil) etwas stärker ausbilden kann wie der hintere. An den Querfortsätzen und den im Schwanze vorkommenden Rippen haben — im Gegensatz zum Rumpf — beide Wirbeltheile (respektive Sklerotomtheile) gleichen Antheil.

In dem grösseren oder geringeren Grad der Betheiligung der beiden Sklerotomstücke an der Bildung des definitiven Wirbels, das heisst also in der gleichen oder ungleichmässigen Ausbildung des kranialen und kaudalen Theils desselben sehe ich neben der verschiedenartigen Entwicklung des Zwischenwirbels und der Art und Weise der Verknöcherung der einzelnen Wirbeltheile so wie auch der gelegentlichen nachträglichen Verschiebung derselben das hauptsächlichste Moment, um die Verschiedenheiten im Bau der Wirbelsäule nicht nur von Sphenodon sondern wahrscheinlich auch sämmtlicher Vertebraten überhaupt zu erklären.

An dem bis jetzt geschilderten Stadium der Hatterienwirbel findet bei der weiteren Entwicklung zunächst die Veränderung statt, dass die Grenzen zwischen dem kaudalen Sklerotomtheil

des einen ursprünglichen Ursegments und dem kranialen des nächstfolgenden verwischen und sich diese Theile zu den Bogenanlagen des definitiven Wirbels fest zusammenfügen. Wir haben dann den häutigen Zustand der Wirbelsäule vor uns, und auch in diesem können wir deutlich die primären Wirbel von den Bogen und Bogenbasen unterscheiden, wie dieselben sich auch ebenso distinkt von den Zwischenwirbeln mit ihren Bogenanlagen oder hypochordalen Spangen abheben.

Mittlerweile hat aber bereits theilweise die Verknorpelung begonnen, die in den vorderen Regionen der Wirbelsäule früher auftritt wie in den hinteren. (Dasselbe ist übrigens auch später bei der Verknöcherung der Fall; man kann dann selbst in vorgeschrittenen Stadien an den Schwanzwirbeln noch ganz frühe Entwicklungsvorgänge antreffen.) Die Verknorpelung beginnt zunächst am vorderen und hinteren Ende des Wirbels in den Bogenanlagen; ob zuerst im Bogen selbst oder in der Bogenbase, weiss ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben; jedenfalls finden sich aber anfangs vier[1]) bilateral angeordnete Verknorpelungszonen an jedem Wirbel (in jedem ursprünglichen Sklerомtomtheil je eine rechts und links an der Chorda); sehr bald jedoch verschmilzt der vordere und hintere an jeder Wirbelseite. Am längsten ist es in den Schwanzwirbeln möglich, vordere und hintere Bogenantheile auch noch im knorpligen Zustand getrennt von einander zu beobachten; aber auch hier vereinigen sie sich bald vollständig mit einander und wir sehen dann überall zwei Knorpelstücke an jedem Wirbel. Dieselben unterscheiden sich jetzt sehr deutlich von dem primären Wirbel, auf welchem sie gleichsam reiten, indem die Bogenbasen ihn seitlich umfassen. Allmählich umgreifen die Bogenbasen den primären Wirbel ventral immer mehr und umwachsen ihn dort schliesslich ganz, wenigstens in der Rumpfregion, während in den Schwanzwirbeln die knorpligen Bogenbasen die ventrale Seite freilassen (je weiter nach der Schwanzspitze hin, desto mehr ist das der Fall), sodass hier also der primäre Wirbel nur vom Perichondrium (später Periost) bekleidet wird. An der dor-

1) Es ist nicht ganz unwahrscheinlich, obgleich ich es selbst nicht beobachtet habe, dass es ursprünglich sogar deren 8 sind, indem die Bogenbasen und die eigentlichen Bogen anfangs ebenfalls ihre eigenen Knorpelkerne besitzen.

s a l e n Seite unterhalb des Rückenmarks bleibt dagegen bei a l l e n Wirbeln längere Zeit der primäre Wirbel zum grossen Theil vom Knorpel frei, wenngleich dieser in späteren Stadien von den Bogenbasen aus auch auf diese Stellen etwas übergreifen kann.

Aus dieser Schilderung erhellt es, wie man die Wirbelsäule aus einer oben offenen knorpligen Halbrinne (wie bei den Rumpfwirbeln von Sphenodon) oder selbst aus zwei seitlich von einander völlig getrennten Knorpelstücken (E b n e r u. a.) (wie bei den Schwanzwirbeln von Sphenodon) entstanden erklären konnte. Hierbei ist jedoch zu betonen, dass die Knorpelstücke jedes einzelnen Wirbels von denen des benachbarten s t e t s durch den n i c h t verknorpelten primären Zwischenwirbel von einander getrennt sind.

Inzwischen hat die Verknorpelung aber auch die grossen blasigen Zellen der Bogenbasen ergriffen, welche im m e d i a l e n Wirbeltheil von Anfang an vorhanden sind, der konkaven Peripherie des „fadenrollenartigen“ primären Wirbelkörpers lateral anliegen und die Höhlung der „Fadenrolle“ ausfüllen. Da die Verknorpelung, wie ich sagte, zunächst an den beiden Wirbele n d e n begann, so trennen jene Zellen die verknorpelte Partie der Wirbel k ö r p e r respektive der Bogen b a s e n anfangs von einander und zwar noch zu einer Zeit, wenn die vorderen und hinteren B o g e n knorpel bereits verschmolzen sind; jetzt aber verknorpelt auch d i e s e Region der Bogenbasen, wenngleich das daraus entstehende Gewebe kein hyaliner Knorpel im gewöhnlichen Sinne ist. Ohne dass prächondrale Elemente vorausgehen oder eine beträchtliche hyaline Grundsubstanz ausgeschieden wird, verdicken sich die Zellwände nur ganz wenig, reagiren aber auf Farbstoffe ebenso wie Knorpel; während sie vorher z. B. von Hämatoxylin fast farblos gelassen wurden, nehmen sie jetzt die für Knorpel charakteristische Blaufärbung an. Es lässt sich übrigens keine bestimmte Grenze zwischen diesem grossblasigen Gewebe in der Mitte der Wirbelkörper und dem kleinzelligen hyalinen Knorpel an den Wirbelenden desselben ziehen; der Uebergang ist ein ganz allmählicher.

Genau derselbe Vorgang spielt sich auch im p r i m ä r e n Wirbelkörper ab; auch hier beginnt, ohne dass sich sonst die Zellen irgendwie verändern, abgesehen von einer geringen Ver-

dickung ihrer Wände eine Art Verknorpelung der letzteren. Sie nehmen allmählich ebenfalls die Färbung von Knorpelsubstanz an, und zwar vollzieht sich dieser Prozess in gewissem Zusammenhang, man könnte fast sagen, wie durch eine Art von Kontaktmetamorphose mit dem eben beschriebenen gleichen Vorgang bei den grossen Zellen des medialen Abschnittes der Bogenbasen; an den Stellen, wo diese verknorpelt sind, gehen auch die Zellwände des primären Wirbels dieselben Veränderungen ein, beginnen damit also auch hier an den beiden Enden des Wirbels und schreiten nach der Mitte hin fort.

Dieses ist übrigens ein Stadium, in welchem es auf Schnitten am schwierigsten ist, den primären Wirbel von den ihn umgebenden Bogenbasen zu unterscheiden, obgleich es durch Kombination von Quer- und Längsschnitten immer noch möglich ist; man findet dann, dass, so sehr sich die „verknorpelten" Zellen der Bogenbasen und des primären Wirbels auch ähnlich sein mögen, sich erstere doch durch ihre runde bis polygonale Gestalt von den letzteren, welche länglich sind und stab- auch wurstförmige Kerne besitzen, abweichen. Leichter noch ist es auf makroskopischem Wege den Wirbel, welchen man jetzt schon als „sekundären" bezeichnen kann, in seine Komponenten zu zerlegen. Mit Nadel und Pincette gelingt es leicht, unter der Lupe an einem solchen Wirbel die Bogenbasen sammt den Bogen von der „Fadenrolle" des primären Wirbelkörpers vollständig und im Zusammenhang abzuwickeln; eine festere Verbindung findet nur an den beiden Wirbelenden statt, wo die verdickten Theile des primären Körpers allmählich in die Bogenbasen übergehen und enger mit ihnen verlöthet sind.

Die das Nervenrohr umgebenden häutigen Wirbelbogen werden mit der Zeit immer mehr durch Knorpel verdrängt und schliesslich stossen die jetzt ganz knorpeligen Bogen jeder Seite dorsal zusammen und vereinigen sich in einer breiten Längsnath vollständig mit einander. Es ist auch jetzt immer noch möglich, nachzuweisen, dass der Neuralbogen ursprünglich aus zwei Theilen (entsprechend dem kaudalen und kranialen Antheil zweier Sklerotomen) entstand. Ist der Bogenknorpel äusserlich zwar ein ganz einheitliches Stück, so zeigen Querschnitte namentlich an seiner Basis stets durch eine tiefe Furche die Stelle

der Verlöthung an und damit auch die Grenze, wo ehemals zwei Ursegmente zusammenstiessen.

Während einer kurzen, bald vorübergehenden Periode verwachsen sogar die dorsal von den Ganglien gelegenen Bogenstücke der benachbarten Wirbel mit einander, sodass diese Theile dann ein langes einheitliches Knorpelstück an der Wirbelsäule vorstellen; wie gesagt, dauert dieses Stadium aber nicht lange, da sich bald an diese zusammengelötheten Knorpelmassen an der Stelle ihrer früheren Trennungslinie die Gelenkflächen der vorderen und hinteren Zygapophysen sekundär bilden, indem sich hier der Knorpel wieder spaltet. Jedenfalls beschränkt sich diese Verwachsung nur auf die oberen Bogentheile und umfasst nicht etwa die ganze Wirbelsäule, die nach Angabe mancher Autoren während einiger Zeit ein unsegmentirtes Knorpelstück darstellen soll, welches sich erst später wieder gliedert. Obgleich ich die Untersuchungsobjekte, an welchen jene Resultate gefunden sind, nicht kenne, so vermuthe ich doch, dass hier ein Irrthum vorliegt.

An dem Zwischenwirbel haben unterdessen ebenfalls Veränderungen stattgefunden. Der „primäre Zwischenwirbelkörper" hat ganz bedeutend an Umfang zugenommen, sodass sein Querdurchmesser mindestens eben so gross ist, wie jener der ihm benachbarten Wirbelenden; häufig — namentlich im Schwanz — erhebt er sich sogar über denselben wulstförmig hinaus. Der Zwischenwirbel schiebt sich übrigens an seinen beiden Enden etwas in den Chordakanal seiner beiden Nachbarwirbel hinein und verengt daher hier den Raum für die Chorda ein wenig, was während der Embryonalzeit allerdings kaum bemerkbar, später aber von grosser Bedeutung ist. Auch sein Längsdurchmesser ist sehr beträchtlich geworden; in der Rumpfregion z. B. kann er $^1/_2$ ja sogar $^2/_3$ so lang sein wie der Wirbel selbst, ein Verhältniss, das sich später aber, noch bevor die Wirbel zu ossifiziren beginnen, zu Ungunsten des Zwischenwirbels wieder ändert. Auf dem Querschnitt erscheinen seine Zellen ringförmig um die Chorda — die auch hier von einer Chordascheide umgeben ist —, angeordnet; auf Sagittal- oder Frontalschnitten ist sein Gewebe längsfaserig. Die Zellen haben auch jetzt noch eine gewisse Aehnlichkeit mit denen des primären Wirbelkörpers, unterscheiden sich aber dadurch von ihnen, dass sie nicht ver-

knorpeln, die Zellenwände färben sich auch niemals mit Hämatoxylin blau; so wenigstens ist es während der Embryonalzeit der Fall. Später allerdings vermehrt sich die Intercellularsubstanz sehr bedeutend, das Gewebe des Zwischenwirbelkörpers wird schliesslich ebenfalls knorpelähnlich, und bei ganz alten Thieren findet man im letzten Theil des Schwanzes bisweilen auch den Zwischenwirbel direkt verkalkt, was theoretisch von Wichtigkeit ist.

Die Bogen des Zwischenwirbels verhalten sich im Schwanz ebenso wie die des Wirbels, abgesehen davon, dass sie entsprechend ihrer Entstehung aus einem Sklerotomantheil auch keine Anzeichen von Doppelbildungen aufweisen. Zunächst erscheinen bei ihrer Entwickelung zwei kleine Knorpelkerne, welche dem Zwischenwirbelkörper ventral und lateral aufsitzen; dieselben wachsen zu zwei Knorpelstäben aus, die sich schliesslich miteinander vereinigen und auch einen Dornfortsatz bilden, sodass die Blutgefässe nunmehr in einem geschlossenen Bogen liegen, ebenso wie in dem Wirbelbogen das Rückenmark. Stets heben sich die Bogen äusserst scharf von dem Zwischenwirbelkörper ab, und die Basen derselben umfassen ihn seitlich ebenfalls etwas, wenn auch in bedeutend geringerem Maasse wie es bei den Neuralbogen der Fall ist.

An den Hals- und vorderen Rumpfwirbeln treten im Zwischenwirbel zunächst auch wieder zwei Knorpelkerne auf; dieselben wachsen aber nicht zu Bögen aus, da durch solche ja die Eingeweide behindert würden, sondern verschmelzen sofort miteinander zu einer flachen Knorpelspange.

An der gesammten Ventralseite der Wirbelsäule verläuft ein kräftiges bindegewebiges Band, das namentlich an den Zwischenwirbeln fest angeheftet ist. Man hat dasselbe wohl in Zusammenhang mit den „Zwischenwirbelscheiben“ und den „Intercentren“ gebracht und für die Entstehung derselben verantwortlich gemacht, in Wirklichkeit hat es damit aber nichts zu thun. Das Band liegt den Zwischenwirbelspangen am Hals und Rumpf ventral nur äusserlich auf, im Schwanz aber befindet es sich innerhalb der unteren Bogen (dorsal von den Gefässen), indem die den Bogen bildenden beiden Knorpelstäbchen allmählich über dasselbe herumwuchsen. In embryonaler Zeit bilden sich übrigens nur in den Hals- und den ersten Rumpf-

wirbeln sowie im Schwanz vom dritten Wirbel an die Zwischenwirbelbögen (oder Spangen) vollständig aus; an den übrigen Zwischenwirbeln dagegen bleibt die Bogenanlage bindegewebig, und in ihr treten höchstens nur zwei kleine Knorpel- oder Knochenkerne auf. Bei ganz alten Thieren jedoch besitzt jeder Zwischenwirbel seine Bogen respektive Spangen.

Sehr wichtig ist es, dass die Zwischenwirbelbögen im Laufe der Entwickelung (bei Sphenodon übrigens erst in ziemlich späten Embryonalstadien) die Tendenz zeigen vom Ort ihrer Entstehung kranialwärts zu wandern, sodass sie bei älteren Thieren nicht mehr direkt auf dem Zwischenwirbel, (der dann ausserdem eine nicht unbeträchtliche Verkürzung gegen früher erfahren hat), sitzen, sondern mit dem kaudalen Ende des je vorhergehenden Wirbels gelenken, hin und wieder sogar mit ihm verwachsen. Dieser Vorgang mag vielleicht auch bei anderen Untersuchungsobjekten die Veranlassung gewesen sein, dass man diese unteren Bogen, indem man ihre sekundäre Verschiebung übersah und auf ihre ursprüngliche Bildungsstätte nicht achtete, direkt von dem Wirbelkörper entstehen liess.

Schliesslich will ich nur noch erwähnen, dass es unter dem Präparirmikroskop ebenfalls leicht ist, den Zwischenwirbel sowohl als eine einheitliche Scheibe von den benachbarten Wirbeln zu isoliren — dabei tritt dann auch sehr deutlich an jeder Seite der kleine Ring zu Tage, welcher, wie oben bereits erwähnt, sich in den Chordakanal der anliegenden Wirbel hineinschiebt — als auch ihn selbst in seine Komponenten — Zwischenwirbelkörper, und die diesen umgreifenden bindegewebigen Bogenbasen mit den darauf sitzenden knorpeligen Bogen respektive Spangen — zu zerlegen.

Es erübrigt uns jetzt noch die Art und Weise der Verknöcherung des Wirbels zu betrachten. Zu einer Zeit, in welcher am Schwanz die häutige Wirbelsäule sich noch nicht völlig in eine knorpelige umgewandelt hat, zeigen sich im Rumpf bereits die Spuren der beginnenden Ossifikation. Zunächst sehen wir in der Mitte des Wirbels an seiner ventralen Peripherie eine dünne Knochenlamelle auftreten (es ist mir wahrscheinlich, obgleich ich es selbst nicht beobachtet habe, dass dieselbe ebenso wie die später dorsal auftretende, ursprünglich von zwei rechts und links von der Medianlinie gelegenen Punkten aus beginnt, aber

sehr bald zu *einer* verschmilzt). Dieselbe entsteht dadurch, dass das Perichondrium an jener Stelle seine Thätigkeit, dem bereits vorhandenen Knorpel neuen aufzulagern, ändert und dort statt Knorpel- Knochenzellen zu produziren beginnt; es ist mit anderen Worten Periost geworden, und zwar kann man in diesem jungen Stadium sehr gut den *allmählichen* Uebergang des Perichondriums in Periost verfolgen. Etwas später legt sich auch auf der *dorsalen* Seite des Wirbels — anfangs ebensfalls genau in der Mitte — ventral vom Rückenmark eine zweite derartige Knochenlamelle an, welche hier, da, wie erinnerlich, an dieser Stelle der Knorpel der Bogenbasen nicht so weit herumgreift, grösstentheils *direkt* dem primären Wirbelkörper aufliegt. Die beiden Knochenlamellen vergrössern sich und gehen allmählich auch auf die *basalen* Partien des Neuralbogens über; die *dorsalen* Theile desselben erhalten dagegen eine besondere Knochenbekleidung und zwar je eine auf der rechten und linken Seite des Bogens (sodass im Ganzen also, abgesehen von den Rippen, *vier* Knochenlamellen an jedem Wirbel auftreten); *letztere* bleiben sowohl in der dorsalen Medianlinie des Bogens voneinander getrennt, als auch von den Knochendecken der Bogenbasen, von denen sie durch eine Knorpelzone geschieden werden, welche lange Zeit hindurch bestehen bleibt und selbst noch bei älteren Thieren eine Grenze zwischen Bogen und Wirbelkörper darstellt.

Der vom Knochen bedeckte Knorpel unterscheidet sich auffallend von jenem, der von diesem freibleibt. Die Zellen des ersteren sind gross und blasig (auch bei den Rippen z. B. ist dies der Fall), während die des letzteren kleiner sind und viel Zwischensubstanz besitzen (mithin richtigen hyalinen Knorpel darstellen), sowie auch stets in lebhafter Theilung begriffen sind; offenbar liegt hier die Hauptwachsthumszone der Wirbelbogen.

Diese *Verknöcherung* beschränkt sich aber nicht nur auf die Peripherie des Wirbels, sie greift auch auf das Innere desselben über. Unmittelbar nach dem Auftreten der ventralen Knochenplatte sieht man, wie sich, ich möchte wieder den Ausdruck gebrauchen, durch eine Art „Kontaktmetamorphose“ von ihr aus beginnend die Ossifikation, oder vielleicht hier erst noch richtiger gesagt, die „*Verkalkung*“, an der Grenze zwischen dem primären Wirbel und der seine äussere „Fadenrolle“ ausfüllenden blasigen Knorpelmasse weiterschreitet, indem sie von dort aus sowohl

die Zellen des primären Wirbels als auch die grossen dünnwandigen Knorpelzellen ergreift. Ebenso wie vorher, als die Zellen aus dem bindegewebigen Zustand direkt in den knorpeligen übergingen, werden sie auch jetzt sonst weiter nicht verändert, als dass ihre Wände eine andere Konstitution annehmen und auf Farbstoffe anders reagiren wie früher; kurz vorher noch wurden sie von Hämatoxylin prachtvoll blau gefärbt, jetzt aber ist das plötzlich nicht mehr der Fall, dagegen zeigen sie nach geigneter Tinktion die charakteristische — bei Indigocarmin z. B. grünliche, bei Eosin röthliche — Färbung der Knochensubstanz, die genau dieselbe ist, wie jene der peripheren Knochenlamelle. Es handelt sich hier also offenbar nicht um eine einfache Einlagerung von Kalksalzen in den Knorpel, wie es an anderen Stellen des Skelettes vorkommt, sondern um eine tiefergehende Veränderung der Knorpelgrundsubstanz.

Indem von der ventralen Platte nach oben, etwas später von der dorsalen nach unten hin jene Verkalkung (Verknöcherung) immer weiter fortschreitet, werden von ihr schliesslich der ganze primäre Wirbel zusammen mit der ihm innen anliegenden Chordascheide sowie auch grosse Partien der ihn umgebenden Bogenbasen ergriffen.

Hand in Hand damit geht auch eine Veränderung der Chorda selbst. Genau in der Mitte des Wirbels nehmen die peripheren Chordazellen, vom Chordaepithel aus beginnend, zuerst an der ventralen, bald darauf auch an der dorsalen Seite ein knorpel-, später knochenartiges Aussehen an; sie bilden zunächst einen schmalen Ring, der sich bald verdickt und die Chorda an dieser Stelle einengt, später aber — namentlich an den Schwanzwirbeln — zu einer geschlossenen Scheibe wird, welche die Chorda in jedem Wirbel vollständig in zwei Theile zerlegt.

Lange bevor sich alle diese Veränderungen vollzogen, haben sich an der ventralen äusseren Knochenplatte ebenfalls genau in der Mitte des Wirbels rechts und links von der Mittellinie zwei Oeffnungen (wohl entsprechend der wahrscheinlichen Erstehung der Knochenlamelle von zwei Stellen aus) gleichsam „hineingefressen". Da ich in jenen Löchern von Anfang an stets Gefässe sehe, so mache ich dieselben auch von vorneherein für diese Zerstörungen verantwortlich. Die Gefässe liegen übrigens genau an derselben Stelle, an welcher ehemals die Intersegmentalgefässe vorhanden waren;

wenn ich dieselben auch nicht ununterbrochen verfolgt habe, so halte ich es doch für möglich, dass die jetzt hier auftretenden entweder dieselben sind oder wenigstens mit ihnen in irgend einem Zusammenhang stehen. Auch an der dorsalen Seite treten die Gefässwucherungen und die davon hervorgerufenen beiden Oeffnungen in der Knochenlamelle auf.

Von den vier Löchern aus beginnt nun eine Zerstörung des verkalkten (verknöcherten) Knorpels im grossen Maassstabe. Dieselbe schreitet genau an der Grenze des primären Wirbels vorwärts, da letzterer aber davon durchaus nicht ergriffen wird, so wird er hierdurch von dem übrigen Wirbel wieder gleichsam herausgelöst. Die von der ventralen Seite ausgehenden beiden Markgänge vereinigen sich zwischen der Knochenlamelle und dem primären Wirbel und legen ihn unten frei; an der dorsalen Seite geschieht dasselbe, und indem sich dann die beiden Höhlungen mit einander vereinigen, wird schliesslich der primäre Wirbelkörper nur noch durch wenige Brücken mit den ihn umgebenden Bogenbasen verbunden; an den beiden Wirbelenden dagegen ist ihre Vereinigung völlig intakt geblieben.

Die Markbildung selbst sehe ich auf folgender Weise verlaufen: Nachdem eine kurze Zeit vorher die grossen Knorpelzellen noch in ziemlich lebhafter Theilung begriffen waren, öffnen sich nun die dünnwandigen, jetzt völlig verkalkten (verknöcherten) Kapseln derselben dort, wo sie mit den eindringenden Gefässen in Berührung kommen, und ihre Kerne treten mit mehr oder weniger Protoplasma, das meistens aber nur recht unbedeutend ist, umgeben in die Markhöhle. Hat dieser Vorgang einige Zeit hindurch stattgefunden, so sieht man in dem Markraum eine grosse Anzahl äusserlich ziemlich verschiedener Zellen, solche, die fast nur aus einem Kern mit einer Spur von Protoplasma bestehen, und wieder andere, bei denen das letztere ein derartiges Volum besitzt, dass man sie fast „Riesenzellen" nennen könnte; dazwischen aber sind alle möglichen Uebergangsformen mit grossen und kleinen Kernen, mit vielem oder wenigem Protoplasma vorhanden. (Auf ihre eventuellen Beziehungen zur Blutbildung, an der sie sicherlich einen grossen Antheil nehmen, kann ich an dieser Stelle nicht näher eingehen).

Alle diese Zellen besitzen die Fähigkeit, sich direkt zu

theilen; wenigstens muss ich darauf schliessen, da ich keine Mitosen sah, dagegen aber einen grossen Theil der Kerne in Theilung begriffen fand (sogar solche, um die herum man kaum Protoplasma bemerken konnte). Bald ist der Kern wurst- oder bisquit- oder hantelförmig, bald hängen zwei nur durch eine ganz dünne Brücke zusammen, und oft auch begegnet man zweikernigen Zellen, ja hin und wieder trifft man ganze Plasmodien mit zahlreichen Kernen an. Das Zellprotoplasma selbst zeigt die verschiedensten Uebergänge im Verhalten färbenden Reagentien gegenüber. Beim Tingiren mit Indigokarmin z. B. ist dasselbe von Roth an (bei den kleinsten Zellen) durch Mischfarben hindurch bis fast zu dem charakteristischen leuchtenden Grün gefärbt, durch welches sich die rothen Blutkörperchen auszeichnen (die Markzellen lassen sich aber stets scharf von diesen unterscheiden). Trotz des äusserlich differenten Aussehens halte ich die sämmtlichen Zellen dennoch nur für verschiedene Entwicklungsformen und alle abstammend von den aufgelösten Knorpel- resp. Knochenzellen, denn später werden auch die dem Knorpel aufgelagerten Knochenlamellen von innen theilweise wieder angefressen, während sie allerdings gleichzeitig auch von aussen durch das Periost immer wieder neuen Zuwachs erhalten. — In älteren Stadien findet man die Markräume derart erfüllt von Zellen, dass diese durch den gegenseitigen Druck polygonale Gestalt angenommen haben. Eine ähnliche Erscheinung, wie die von Bayer beschriebene Entstehung kernloser, rother Blutkörper in den noch uneröffneten, verkalkten Knorpelzellen der Ossifikationsgrenze habe ich nicht gesehen.

Aussen vor den Marköffnungen in der Mitte des Wirbels liegt sowohl an der ventralen Seite als auch an der dorsalen (im Rückenmarkskanal also) ein eigenthümliches Bindegewebe, aus sehr grossen Zellen bestehend, deren Protoplasma wabenartig angeordnet ist. (Vielleicht ist dasselbe eine Art Fettgewebe, was recht wahrscheinlich ist; mit Sicherheit kann ich es nicht angeben, da ich es nicht im frischen Zustande untersucht habe.) Aus dem Innern des Wirbels quellen Markzellen in Menge heraus und häufen sich gerade an dieser Stelle massenhaft an; man sieht sie zwischen jenen Bindegewebszellen meistens aber auch innerhalb derselben in ihren grossen Maschen umherliegen und dort geradezu herumkriechen, wobei sie die verschiedensten

Formen annehmen können. Wahrscheinlich wandern sie von hier aus allmählich weiter und gelangen schliesslich wohl auch in die Blutbahnen.

Die vier Marklöcher bleiben lange Zeit hindurch am Wirbel bestehen und sind selbst noch bei alten Thieren in Gestalt von zwei den Wirbel dorsoventral in der Mitte durchbohrenden Kanälen sichtbar, wie solche z. B. ja auch an den letzten Schwanzwirbeln vieler Cetaceen das ganze Leben hindurch vorhanden sind.

Während des Embryonallebens kommt es an den Wirbeln nicht zur Bildung eines richtigen entochondrotischen Knochens, und die Markzellen übernehmen nicht die Function von Osteoblasten; wir finden in dieser Zeit nur perichondrotischen Knochen; in demselben Maasse aber wie sich derselbe von aussen durch Auflage neuer Knochenschichten seitens des Periosts vergrössert, wird er im Innern des Wirbels wieder aufgelöst, sodass auch dadurch der Markraum an Umfang immer mehr zunimmt. So, wie im Vorhergehenden beschrieben, sehe ich diese Verhältnisse noch bei einem eben ausgeschlüpften Thier.

Bei einem 23 cm langen Exemplar finde ich an durchschnittenen Wirbeln im Innern desselben noch in voller Deutlichkeit die „Fadenrolle“ (den Doppelkegel) des primären Wirbels. Zwischen diesem und den knöchernen Bogenbasen liegen sehr grosse Markräume; dieselben sind aber hier und da unterbrochen von Knochenbalken, welche sich von der peripheren Knochenlamelle (der Bogenbasen) bis zu ihm (dem primären Wirbelkörper) hinziehen. Jene Knochenbrücken könnte man als „entochondrotische“ Knochen bezeichnen; derselbe ist sehr wahrscheinlich aber zum grossen Theil dadurch entstanden, dass sich die Verknöcherung von der perichondrotischen Knochenplatte allmählich auch auf die bei der Markbildung noch stehen gebliebenen Knorpelstützen, welche wir ja auch beim Fötus fanden, nach innen zu ausdehnte.

Interessant ist es, dass bei dem 23 cm langen Thier jenes aus grossen wabenförmigen Zellen bestehende Bindegewebe, welches ich beim Embryo sowohl an den ventralen als auch den dorsalen Marklöchern aussen angelagert fand, jetzt auch überall im Innern des Wirbels vorhanden ist und dort von zahlreichen Blutgefässen durchzogen wird. Dasselbe ist durch jene Markräume hineingewuchert und die Markzellen häufen sich nun auch hier zwischen und innerhalb seinen Zellen massenhaft an.

An den Neuralbögen kann man auch nach ihrer äusseren Verknöcherung immer noch die ursprüngliche Zweitheilung an einer Furche nachweisen, wenn an ihnen auch keine derartige Lückenbildung auftritt, wie sie Götte bei Lacerta-Embryonen beschreibt. Eine Entwicklung von Markräumen findet während des Fötallebens in ihnen nicht statt; sie bleiben im Innern durchweg knorpelig und werden aussen von einer genau ebenso wie bei den Wirbelkörpern beschaffenen Knochenlamelle ringsumgeben. An der rechten und linken Bogenhälfte tritt je eine dieser Lamellen auf, die dorsal durch eine bereits erwähnte Knorpelzone getrennt bleibt, welche schliesslich ganz schmal wird und gleichzeitig oben zu einem kleinen Kamm auswächst, der allmählich höher wird und dann einen knorpeligen Dornfortsatz darstellt. Die Knochenplatten greifen später auch auf diesen herüber, zeigen aber dort noch lange Zeit hindurch eine Trennungslinie, die erst bei ganz alten Exemplaren verschwindet, welche dann einen hohen, rein knöchernen Processus spinosus besitzen.

Die Neuralbögen sind ein lehrreiches Beispiel dafür, wie Skeletttheile mit einander verschmelzen und dann sich wieder lösen können; wir vermögen folgende Stadien bei ihnen zu unterscheiden: 1. Der Bogen mitsamt den Bogenbasen ist aus vier (d. h. zwei auf jeder Seite) von einander getrennten Stücken, die zu einem kaudalen und einem kranialen Sklerotomtheil zweier benachbarter Ursegmente gehören, zusammengesetzt. 2. Dieselben sind zu einem einheitlichen, häutigen Bogen verschmolzen. 3. In diesem entstehen vier (d. h. auf der rechten und linken Seite je zwei) knorpelige Bogenstücke, welche schliesslich 4. zu einem einzigen auch dorsal nicht getrennten Knorpelstück verwachsen. 5. Für kurze Zeit können die dorsalen Theile jener knorpeligen Bögen bei einer ganzen Reihe benachbarter Wirbel mit einander verlöthen, was durch die Entwicklung der Zygapophysen wieder aufgehoben wird. 6. Durch das Auftreten der Knochenlamellen wird der Bogen wieder in zwei Theile (auf jeder Seite einer) zerlegt, welche durch den anfangs noch knorpeligen Dornfortsatz von einander getrennt bleiben; nach der vollständigen Verknöcherung desselben besteht 7. der Neuralbogen aus einem Knochenstück, welcher endlich 8. auch mit dem Wirbelkörper verschmilzt.

An den Schwanzwirbeln habe ich noch einiges zu

bemerken, was denselben eigenthümlich ist. Wie ich schon mittheilte, ist an diesem Abschnitt der Wirbelsäule nur ein kleiner Theil der den primären Wirbel umfassenden Bogenbasen knorpelig (und zwar ist derselbe je weiter nach dem Schwanzende hin, desto unbedeutender), der übrige dagegen nur bindegewebig, gleichsam nur eine Fortsetzung des Perichondriums der Basen. In Folge dessen legen sich nicht allein die dorsalen, sondern auch die ventralen Knochenlamellen dem primären Wirbelkörper unmittelbar auf, ohne von diesem durch Knorpel getrennt zu sein; es findet daher hier entweder nur eine ganz geringe Knorpelauflösung durch die eindringenden Blutgefässe statt, oder die Markbildung unterbleibt vollständig, sodass der sekundäre Wirbelkörper dann in der That allein aus dem direkt verknöcherten primären Wirbelkörper und den ihm dicht anliegenden Knochenlamellen besteht. Die Knorpelnaht, welche an den sekundären Schwanzwirbeln die Neuralbögen von den Wirbelkörpern trennt, liegt bei ihnen viel mehr dorsal am Bogen wie an den Rumpfwirbeln und kann selbst bis zur halben Höhe desselben heraufrücken.

Zu erwähnen ist auch noch, dass der kaudale Theil (= dem kranialen Sklerotomabschnitt) der Neuralbögen der letzten Schwanzwirbel später an Grösse den vorderen übertrifft, wie denn auch der lange Dornfortsatz nur von ihm aus seine Entstehung nimmt.

An den letzten Wirbeln — bei einem ganz alten Exemplar z. B. vom 21. Schwanzwirbel an — entwickeln sich keine Zygapophysen mehr, sodass die Bögen der einzelnen Wirbel hier nicht mehr mit einander artikuliren. Den — übrigens sehr langen — Wirbelkörpern ist dann dorsal nur eine einfache Röhre (denn eine solche Gestalt nehmen nun die Neuralbögen an) aufgesetzt, die in der Mitte etwas ausgeschweift ist. Solche Wirbel entsprechen vollständig den sogenannten Hülsenwirbeln der Stegocephalen.

An der ventralen Seite der sehr langen letzten Schwanzwirbel findet sich eine Knochenrinne, in welcher die Blutgefässe liegen (die Bogen der Zwischenwirbel allein geben denselben bei diesen so in die Länge gezogenen Wirbeln offenbar keinen genügenden Schutz); in derselben ist die erste Andeutung einer zweiten Kategorie von unteren Bögen zu

sehen, die nicht von den Zwischenwirbeln, sondern von den Wirbeln selbst ausgehen, den bis dahin betrachteten Bögen der Zwischenwirbel also durchaus nicht homolog sind. Bei Sphenodon bestehen sie nur aus Falten der ventralen Knochenlamelle des Wirbels und besitzen keine knorpelige Grundlage. Sie sind übrigens entsprechend der ehemaligen Ursegmentgrenze deutlich aus zwei Theilen zusammengesetzt, wie denn überhaupt am Schwanz die ursprüngliche Verlöthungsstelle der Sclerotome auch sonst noch durch eine Zweitheilung der Querfortsätze und durch eine tiefe Furche in den Bogenbasen selbst beim erwachsenen Thier viel lebhafter sich dokumentirt wie am Rumpf. Dieses ist auch die Stelle, an welcher so leicht ein Zerbrechen des Schwanzwirbels stattfindet, und dieser Vorgang ist daher durchaus keine sekundäre Erscheinung, als welche man sie immer noch hinstellt, sondern von vorneherein durch ein ungenügendes Verwachsen der Sklerotome begründet.

Mit einigen Worten habe ich noch auf die vordersten Halswirbel einzugehen. Beim ersten Wirbel, dem Atlas, trennen sich, wie es ja auch sonst schon bekannt ist, die Neuralbögen sehr frühzeitig von dem Körper und vereinigen sich mit dem sehr grossen Bogen (Spange) des vorhergehenden Zwischenwirbels, der das Gelenk für den Condylus des Occipitale abgibt. Die Stelle, an welcher diese Abgliederung der oberen Bogen (welche übrigens verhältnissmässig schwach sind, oben etwas gegabelt erscheinen und dorsal dauernd von einander getrennt bleiben) erfolgt, ist sehr wahrscheinlich homolog jener, an welcher sich an den übrigen Wirbeln beim Beginn der Verknöcherung ebenfalls die Sutur zwischen Bogen und Körper ausbildet.

Der Atlaskörper verschmilzt, indem der dorsale Theil des auf ihn kaudal folgenden Zwischenwirbels sich allmählich rückbildet, mit dem Körper des zweiten Wirbels und wird dessen Zahnfortsatz; derselbe verhält sich im Uebrigen genau so wie jeder andere Wirbelkörper. Er besitzt auch einen primären Wirbelkörper, um den sich, wie sonst üblich, die Bogenbasen herumgelegt haben, nur mit dem Unterschied, dass diese ihn von Anfang an auch an seinem dorsalen Theil umfangen und dort ebenfalls Knorpel ablagern. Auch bei ihm legt sich ventral und dorsal eine Knochenlamelle an, und die Bildung von

Markräumen beginnt ebenfalls von zwei ventralen und zwei dorsalen in der Mitte gelegenen Stellen aus, sodass schliesslich auch der dens von zwei Markkanälen rechts und links vom primären Wirbel durchbohrt wird, welche aber früher wie bei den anderen Wirbeln verwachsen. In der Mitte des Zahns verknorpelt respektive verknöchert die Chorda ebenfalls.

Bemerkenswerth ist es, dass in bestimmten Stadien, namentlich bei Beginn der perichondralen Verknöcherung ein kleines, am meisten kranial gelegenes Stück des dens durch eine Grenzlinie im Knorpel, die sich durch die Richtung der Zellkerne dokumentirt, deutlich von der kaudalen Partie abgesetzt ist. Auch dadurch, dass sich die Verknöcherung nicht bis auf diesen vorderen Theil erstreckt, wird der Anschein erweckt, als wäre der Zahnfortsatz aus zwei mit einander verschmolzenen Theilen entstanden.

Die oberen Bögen des zweiten Wirbels sind sehr gross und breit. Die Spange des Zwischenwirbels zwischen dem ersten und zweiten Wirbel ist ganz ausserordentlich umfangreich; sie schiebt sich an der ventralen Seite zwischen den Körper des zweiten Wirbels und den Zahnfortsatz hinein und bildet für die Spange des Atlas eine sehr breite Gelenkfläche. Sie überwächst aber auch den Körper des zweiten Wirbels zum grossen Theil, und dadurch werden einige Abweichungen hervorgerufen. Die ventrale Knochenplatte legt sich zwar auch an den Wirbelkörper an und schiebt sich auf diesem unter die herüberwuchernde Zwischenwirbelspange hinein, die beiden Marklöcher können sich aber nicht wie sonst in der Mitte des Wirbelkörpers anlegen, sondern sie werden kaudal verschoben und vereinigen sich hier zu einer unpaaren grösseren Oeffnung, aus der dann die Markzellen wie gewöhnlich aus dem Innern des Wirbels nach aussen ihren Weg finden.

Da die Spange aber auch lateral so weit emporragt, dass dadurch die Stelle bedeckt wird, von der aus die knorpeligen Rippen ihre Entwicklung nehmen, so wird die Entwicklung derselben hier unterdrückt. Am ersten Wirbel ist das, weil an ihm die Zwischenwirbelspange (unteres Verschlussstück des Atlas) ebenfalls so weit seitlich emporragt, auch der Fall; wir finden daher an den beiden ersten Wirbeln keine knorpeligen Rippen, sondern statt dessen nur starke bindegewebige Bänder, die zwar an derselben Stelle sich befinden, an denen sonst die Rippen

liegen müssten, aber nicht von den Wirbelkörpern, sondern von den dieselben hier bedeckenden Zwischenwirbelspangen abgehen.

Der Proatlas (jene beiden Knochenstücke, welche rechts und links vom foramen occipitale zwischen dem Hinterhaupt und dem Atlasbogen liegen) tritt ziemlich spät auf; zu einer Zeit, in welcher die Halswirbel bereits knorpelig sind, findet man in jener Gegend, in der er erscheinen wird, nur in festes Bindegewebe. In diesem entwickelt sich dann ein Knorpel, welcher zwar von etwas wechselnder Gestalt ist, meistens aber eine mehr oder minder dreieckige Form besitzt. Die eine Spitze dieses Dreiecks legt sich etwa in der halben Höhe des Pleurooccipitale an dieses an, die zweite etwas dorsal von der Hälfte der Atlasbogen an jenen, und die dritte ragt dorsal frei in den Raum zwischen Schädel und Atlas hinein. Später verknöchert auf perichondrotischem Wege dieses Knorpeldreieck und erscheint dann mehr linsenförmig.

Es ist wohl kaum daran zu zweifeln, dass das rechte und linke Stück des Proatlas in der That der Rest eines reduzirten Wirbels ist (auch die Verhältnisse der Nerven, auf die wir später noch zu sprechen kommen werden, deuten vielleicht darauf hin). Wo sind nun aber die anderen Theile des verschwundenen Wirbels wohl zu suchen? Nur zwei Möglichkeiten möchte ich anführen: 1. Der Neuralbogen des Wirbels wird vom Proatlas dargestellt; der Wirbelkörper ist mit dem Hinterhauptskondylus verschmolzen (auf letzterem finden sich nämlich im knorpeligen Stadium in der Beschaffenheit der Zellen und Kerne ebenfalls wie am Zahnfortsatz des Epistropheus Andeutungen dafür, dass das kaudale Ende von dem übrigen Theil different ist). Als Zwischenwirbel (Intercentrum) ist ein kleines tuberculum anzusehen, welches sich im kaudalen Theil des occipitale basilare nachweisen lässt. Oder 2. Nerralbogen = Proatlas; Wirbelkörper ist der früher erwähnte kraniale Theil des Zahnfortsatzes und der Zwischenwirbel ist mit dem Hinterhauptskondylus verschmolzen. — Ich will mich weder für die eine noch für die andere Auffassung verbindlich machen und gebe auch zu, dass auch noch andere Kombinationen denkbar sind. Jedenfalls deutet aber alles darauf hin, dass an dieser

Stelle mindestens einer, vielleicht aber auch mehrere Wirbel verloren gegangen sind.

Es wäre übrigens von Wichtigkeit, zu untersuchen, ob beim Krokodil der Proatlas wirklich, wie die Angaben bis jetzt lauten, im Gegensatz zu Sphenodon nur aus Hautknochen ohne knorpelige Grundlage bestehe.

Die Chorda verläuft bis in recht späte Entwicklungsstadien hinein fast völlig cylindrisch durch die Wirbelsäule (mit Ausnahme der Einschnürungen, welche in der Mitte des Wirbels durch die beginnende Bildung des Chordaknorpels hervorgerufen wird), und die Wirbelkörper sind demnach auch nur in sehr geringem Grade als amphicoel zu bezeichnen. An älteren Föten jedoch ist die Amphicoelie völlig ausgesprochen und zwar werden die bikonkaven Wirbel zum grössten Theil auch wirklich von der Chorda ausgefüllt; allerdings beginnt vom Zwischenwirbel aus in jede Seite des Wirbels ein bindegewebiger Ring, wie oben mitgetheilt, hineinzudringen, und dieser nimmt (nach Götte) bei alten Exemplaren so überhand, dass er die Chorda dann fast völlig zurückdrängt.

Rippen.

Es wurde schon erwähnt, dass bereits in einem Stadium, in welchem sich je ein kaudaler und ein kranialer Sklerotomtheil eben aneinander gefügt hat, sich an den „Bogenanlagen", welche den primären Wirbel umgeben, etwa in der Höhe der Chorda laterale Fortsätze derselben mit grosser Deutlichkeit bemerkbar machen; es sind dies die Anlagen der Querfortsätze und der Rippen, welche also vom ersten Augenblick an mit den „Bogenanlagen" in kontinuirlichem Zusammenhang stehen. Auch darauf wurde schon hingewiesen, dass an der Bildung der Hals- und fast aller Rumpfrippen ganz überwiegend, wenn nicht ausschliesslich, sich nur der kaudale Sklerotomtheil (also der kraniale Wirbelabschnitt) betheilige. Auch nach der Verknorpelung bleibt zunächst der Zusammenhang zwischen Rippen und Wirbel ein vollständiger; eine Trennungslinie im Knorpel ist nicht vorhanden. Bald allerdings tritt innerhalb desselben eine solche auf. Die Zellen verlieren an jener Stelle ihren Charakter als Knorpelzellen und statt ihrer erscheinen Bindegewebsfasern; hierdurch wird

die Rippenanlage in einen kurzen, mit dem (sekundären) Wirbelkörper untrennbar verbundenen Querfortsatz (Rippenträger) und die eigentliche Rippe zerlegt. Diese stellt im Rumpf anfangs einen einheitlichen und fast gleichmässig dicken Knorpelstab dar, in welchem später in ähnlicher Weise wie vorher bei der Scheidung vom Querfortsatz nochmals eine Trennung erfolgt, wodurch die Rippe in einen proximalen und einen kurzen distalen Abschnitt zerlegt wird, welch' letzterer anfangs nur wenig, später sehr stark kranialwärts umbiegt und die Leibeshöhle von unten umfasst.

Nur der obere proximale Theil verknöchert, indem ihn ringsum eine Knochenlamelle einhüllt; auch hier wird der innere Knorpel durch ein eindringendes Gefäss zum grossen Theil zerstört und in Markmasse aufgelöst; entochondrotische Verknöcherung vermisse ich während des Embryonallebens aber auch hier. Der untere Abschnitt dieses proximalen Rippenstückes sowie der gesammte distale, abgegliederte Theil verknöchert nicht, sondern der Knorpel verkalkt nur.

Vorher haben an dieser Partie aber noch einige Veränderungen stattgefunden; an dem anfangs fast ganz gleichmässig ausgebildeten Knorpelstab tritt zunächst an der kranialen Seite eine flügelartige Verbreiterung auf, der später auch an der kaudalen (aber an einer nicht genau gegenüberliegenden Stelle) eine ähnliche folgt, sodass jetzt das Rippenende die Gestalt eines verschobenen Kreuzes besitzt. Nach dem Ausschlüpfen verbreitern sich die beiden Kreuzesarme noch mehr und wachsen jederseits in eine ganz dünne knorpelige Schuppe aus; indem sich dieselben so übereinanderschieben, dass die zu der vorhergehenden Rippe gehörige sich immer über die der nachfolgenden herüberlegt, wird dadurch ein vorzüglicher Schutz der Eingeweide geschaffen.

An ihren Anheftungsstellen an den Querfortsätzen, die bei den Hals- und ersten Rumpfwirbeln etwas länger als an den hinteren Rumpfwirbeln, immer aber nur sehr unbedeutend erscheinen, sind die Rippen ganz ausserordentlich verbreitert und zwar in dorsoventraler Richtung; ihre somit sehr hohen aber ganz schmalen Enden legen sich demnach (wie schon bemerkt an dem vorderen Wirbeltheil entsprechend ihrer Entstehung aus dem kaudalen Sklerotomabschnitt) auf eine bedeutende Strecke hin sowohl dem Wirbelkörper als auch dem oberen Bogen an und zwar so,

dass sie gerade quer zu den Körper-Bogensuturen stehen. Anfangs sitzen sie dabei dem Bogen zum grösseren, dem Körper nur zum kleineren Theil auf, später aber findet man das Rippenende fast zur Hälfte dorsal, zur Hälfte ventral von der Sutur angeheftet. Es gabelt sich dabei zwar nicht, aber dennoch kann man entsprechend der Bogenkörpernaht auf ihm eine Furche bemerken als erste Andeutung eines sich bildenden Capitulums und Tuberculums.

An den beiden ersten Halswirbeln sind, wie wir sahen, die Rippen durch zwei an den unteren Zwischenwirbelbögen angeheftete Bindegewebsstränge ersetzt; die dritte Rippe dagegen ist bereits knorpelig, sie wird später aber häufig wieder rückgebildet, sodass man bei ausgewachsenen Thieren meistens erst vom 4. Wirbel an Rippen vorfindet.

Auf die Brustbeinrippen kommen wir später beim Sternum im Zusammenhang mit dem Schultergürtel noch zu sprechen.

Den Rippen der drei präsakralen Lumbarwirbel fehlt der distal abgegliederte Theil, welcher sich an den Rumpfwirbeln zu den dünnen Knorpelschuppen umbildet. Während ausserdem im Rumpf die Rippen mit ihren verbreiterten proximalen Enden fast genau senkrecht (dorsoventral) zur Körperaxe stehen, beginnen die Lumbarrippen diese Richtung zu ändern und fangen bereits etwas an (die erste am wenigsten, die dritte am meisten), sich mehr parallel zur Wirbelaxe zu stellen.

Während das bei ihnen aber erst gleichsam angedeutet wird, ist es bei den ersten Sakralrippen bereits in beträchtlichem Grade, in noch höherem bei der zweiten und im vollendeten Maasse bei den Schwanzrippen der Fall.

Die Ursache dieser allmählichen Veränderung ist darin zu suchen, dass in dieser Körperregion auch der kraniale Sklerotomabschnitt (kaudaler Wirbeltheil) sich an der Bildung der Rippe zu betheiligen beginnt — und zwar je weiter nach hinten in desto stärkerem Grade — wie denn an der zweiten Sakralrippe sein Antheil bereits fast und bei allen Schwanzwirbeln genau ebenso gross (wenn nicht sogar grösser) ist, wie der des vorhergehenden kaudalen.

Am Schwanz kommen mindestens 7, bisweilen aber noch mehr Rippen vor. Dieselben heften sich mit ihren breiten proximalen Enden parallel zur Körperaxe dem Wirbel an, und zwar

sitzen sie fast genau auf der Körperbogennath desselben, diese zum grössten Theil verdeckend. Vom achten Schwanzwirbel an sind die Querfortsätze durch eine Naht, welche am gesammten Wirbel zu bemerken ist (die ursprüngliche Grenze des Ursegments), ebenfalls getrennt und durch dieselbe in ein vorderes und ein hinteres Stück (letzteres meistens von bedeutenderer Grösse wie das erste) zerlegt.

Hin und wieder finden sich an diesen doppelten Querfortsätzen auch noch Rippenstümpfe, die durch eine deutliche Naht von ihnen getrennt sind, und wir haben somit dann statt zwei vier Rippen an jedem Wirbel. Aber auch an den anderen Schwanzrippen machen sich bei jungen Thieren als Zeichen einer ehemaligen Trennung Furchen an den proximalen Enden bemerkbar, wodurch ebenfalls eine Zweiköpfigkeit angedeutet wird.

Es ist somit einleuchtend, dass zweiköpfige Rippen an ein und derselben Wirbelsäule durchaus nicht homologe Bildungen zu sein brauchen. Bei Sphenodon ist das wenigstens, wie wir eben sahen, an den präsakralen und den kaudalen Wirbeln nicht der Fall. Einmal kann die Zweiköpfigkeit entstehen durch eine Gabelung der Rippen in dorsoventraler Richtung, hervorgerufen durch die Bogenkörpernaht (oder auch vielleicht noch durch andere Ursachen), ein andermal in kraniokaudaler, veranlasst durch theilweises Beibehalten der Trennungslinie zweier ehemaliger Sklerotomantheile. Zwischen diesen beiden extremen Fällen können Uebergänge vorkommen.

Schliesslich habe ich noch zu erwähnen, dass bei alten Thieren die letzten präsakralen, die beiden sakralen und die sämmtlichen Schwanzrippen vollständig mit ihren Querfortsätzen verwachsen und somit gänzlich ungegliederte Seitenfortsätze darstellen.

Dass übrigens die Rippen von Sphenodon als obere zu bezeichnen sind, ergiebt sich aus der vorhergegangenen Schilderung von selbst.

Processus uncinati.

Vom achten Wirbel bis zum letzten Rumpfwirbel sind an den Rippen processus uncinati vorhanden. Dieselben bestehen aus Knorpel, der aber niemals mit dem Rippenknorpel in direkte Verbindung tritt und auch histologisch durch seine viel

kleineren Kapseln und die ebenfalls kleineren, sich dunkler färbenden Kerne sich stets von diesem unterscheidet. Auch in den spätesten Stadien und selbst bei den ältesten Thieren bleibt der Fortsatz immer unverwachsen mit der Rippe und im Gegensatz zu dieser verknöchert er auch nicht durch eine periphere Knochenlamelle, sondern verkalkt nur.

Gegenbauer meint, dass die processus uncinati sich aus den hakenförmigen Fortsätzen, welche an dem 5., 6. und 7. Halswirbel vorkommen, entwickeln; ich glaube, dass die Aehnlichkeit dieser beiden Gebilde nur eine äussere ist, während sie in Wirklichkeit einander nicht homolog sind. Die hakenförmigen niemals abgegliederten, seitlichen Fortsätze der Halswirbel entsprechen wahrscheinlich eher den distalen Enden der Rumpfwirbel und nicht den an den mittleren Rippentheilen von Anfang distinkt auftretenden Processus uncinati.

Ehe ich die Betrachtung der Wirbelsäule verlasse, gestatte man mir noch einige allgemeine Bemerkungen!

Der primäre Wirbel von Sphenodon entspricht ohne Zweifel der sekundären Chordascheide und somit auch dem später knöchernen (verkalkten) Doppelkegel der Elasmobranchier-Wirbel. Sehr wahrscheinlich wird sich derselbe auch mehr oder weniger deutlich bei den übrigen Vertebraten nachweisen lassen; so sind z. B. die Hohlwirbel der Ganoiden, beträchtliche Theile der knöchernen Doppelkegel der Teleostier-Wirbel, der Wirbelscheiben der Ichthyosaurier, Plesiosaurier u. s. w. sicherlich primäre Wirbelkörper (vergleiche z. B. die instruktive Abbildung in Zittel, Paläozoologie Bd. 3, p. 495 eines (sekundären) Halswirbels von Thaumatosaurus, auf welcher vortrefflich das Umfassen des primären Wirbels seitens der Bogen und Bogenbasen zu sehen ist; dorsal und ventral bleibt derselbe, ebenso wie es an einzelnen Regionen der Sphenodon-Wirbelsäule der Fall ist, frei von den knöchernen Bögen).

Es ist jedoch zu betonen, dass der primäre Wirbelkörper der Hatteria aber keineswegs von der Chorda aus seine Entstehung nimmt, sondern ohne deren Zuthun einzig und allein von den medialen Partien der um dieselben sich herumlagernden Sklerotomabschnitten gebildet wird, während bei den Elasmo-

branchiern der grösste Theil derselben nach den Angaben von Klaatsch und anderen ein Produkt der Chorda ist, in das erst später von den Ursegmentzellen abstammende Knorpelelemente einwandern.

Will man den Versuch machen, die Befunde bei Sphenodon mit denen bei Elasmobranchiern in Einklang zu bringen, so ist man gezwungen, anzunehmen, dass hier ein bei Torpedo bereits begonnener Entwicklungszustand der äusseren Chordascheide (falls bei diesem Thier nicht etwa überhaupt bereits dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei Sphenodon!) noch weiter und einseitiger dadurch ausgebildet ist, dass bei dem absoluten Mangel einer Elastika — und zwar von vorneherein — die Mesodermzellen garnicht erst hineinzuwandern brauchen, sondern das Ursegment vollständig allein die Bildung einer „sekundären" Chordascheide übernimmt.

Eine beträchtliche Schwierigkeit bleibt aber immer noch durch das thatsächliche Vorhandensein einer (inneren) Scheide bei Sphenodon, mit deren Absonderung die Chorda schon in frühen Stadien beginnt. Nach Klaatsch's Auffassung soll bei den Elasmobranchiern eine ähnliche Hülle (Elastica interna, cuticula interna etc. der Autoren) nur der innere zellenfrei gebliebene Theil der (äusseren) Chordascheide sein. Bei Sphenodon hat die (innere) Chordascheide mit dem (der äusseren Chordascheide entsprechenden) primären Wirbelkörper aber durchaus nichts zu thun, wie ich früher bereits ausdrücklich hervorhob; sie ist nicht etwa nur der innere zellenfreie Theil desselben, sondern sie wird ihm als einzige von der Chorda selbst abgeschiedene Hülle nur später im Laufe der Entwicklung als ein ursprünglich fremder Theil von innen her angefügt. Zugestanden auch, dass die Frage der Chordascheide bei den Elasmobranchiern durch die Untersuchungen von Klaatsch und anderen befriedigend gelöst ist, so will es mich doch bedünken — und ich werde darin durch das Studium der Ebner'schen Arbeiten noch bestärkt — dass eine Uebertragung dieser Anschauungen auch auf die höheren Vertebraten bisher noch nicht gelungen ist.

Aus meiner Darstellungsweise der Wirbelsäule-Entwicklung bei Sphenodon wird man trotz der mannigfachen beträchtlichen Abweichungen leicht erkennen, wie viele Berührungspunkte die-

selben mit den Anschauungen Männer's (78) und namentlich Götte's (51) besitzt, dessen Terminologie ich theilweise sogar angenommen habe. Trotzdem kann ich mich mit den Schlussfolgerungen Götte's nicht einverstanden erklären. Für die Thatsache der mancherlei Doppelbildungen an der Wirbelsäule, welche er zuerst an den Bögen, Querfortsätzen etc. nachwies und auf deren Bedeutung er ausdrücklich aufmerksam machte, suchte Götte einen philogenetischen Erklärungsgrund, während in der That nur ein ontogenetischer angebracht ist. Die Doppelbildungen sind nicht daraus zu verstehen, dass zwei ursprünglich vollständig ausgebildete Wirbel im Laufe der phylogenetischen Entwicklung miteinander verschmelzen, sondern haben vielmehr darin ihre Ursache, dass bei der Ontogenese zwei Abschnitte ehemals getrennter Ursegmente sich zusammenfügen und als Spuren dieser Verlöthung jene mehr oder weniger deutlich bemerkbaren Doppelbildungen zurücklassen.

Schliesslich noch ein paar Worte an der Hand der Befunde bei Sphenodon über die Wirbel der Stegocephalen. Die Hülsenwirbel der Leptospondyli sind ebenso gebaut, wie die letzten Schwanzwirbel von Sphenodon, was namentlich bei jungen Thieren überaus deutlich ist. Der Wirbelkörper besteht fast nur aus dem primären Körper, dem die dünnen bei der Verknöcherung sich bildenden Knochenlamellen direkt aufliegen, da die ihn umfassenden Bogenbasen nur häutig, nicht knorpelig ausgebildet sind. Die Neuralbogen gelenken bei dem Mangel an Zygapophysen nicht mehr mit einander. Interessant ist es, dass die Hülsenwirbel der Branchiosauridae aus zwei Hälften zu bestehen scheinen, also auch darin ebenso beschaffen sind wie die Hatterienschwanzwirbel, an denen die Verlöthung der Ursegmente mangelhaft stattgefunden hat.

Embolomere Wirbel können ihre Entstehung, rein theoretisch betrachtet, offenbar zweierlei Ursachen verdanken. 1. Einer Vergrösserung des Zwischenwirbels, wofür der beträchtliche Durchmesser dieses Theils in frühen Entwicklungsstadien und die Verkalkung desselben an den Schwanzwirbeln alter Exemplare (bei Hatteria) spricht. Denken wir uns einen solchen Zwischenwirbel nur noch etwas in die Länge gezogen, so hätten wir embolomere Wirbel vor uns. 2. Können sie sich so entwickelt haben, dass an dem Wirbelkörper die ihn zusammen

setzenden beiden Sklerotomabschnitte sich entweder von Anfang an nicht miteinander verbinden, oder dass eine etwa bereits bestandene Verlöthung später wieder gelöst wird. — Von diesem bei Elasmobranchiern z. B. nicht selten zu beobachtenden Vorkommen führe ich nur zwei Fälle an.

An den letzten Schwanzwirbeln eines Exemplars von Carcharius spec.?, welches ich von Laysan mitbrachte, sieht man, wie sich die (primären) Wirbelkörper immer mehr und mehr in der Mitte einschnüren, bis sie schliesslich vollständig in zwei Stücke zerfallen sind.

Bei der auch sonst sehr interessanten Wirbelsäule von Aetobates narinari Euphr. (ebenfalls von Laysan) liegen die gut ausgebildeten und hart verkalkten, primären Wirbelkörper in einer Hülle, welche durch die Basen der Wirbelbögen gebildet wird, die durch die Einlagerung zahlreicher, polygonaler bis sternförmiger Kalkkörper eine gewisse Festigkeit erlangt haben, mit Ausnahme ihrer ventralen Partien, wo sie in einem völlig häutigen Zustande verharren, sodass dort die primären Wirbelkörper durchscheinen. An dem vorderen Theil der Wirbelsäule zeigt jene Hülle nicht mehr eine distinkte Gliederung entsprechend den einzelnen Wirbelkörpern, sondern sie ist hier zu einem einheitlichen Stück verwachsen (was übrigens erst in späteren Entwicklungsstadien erfolgt). Die in diesem Abschnitt gleichsam wie in einem Futteral liegenden primären Wirbelkörper sind aber nicht mit einander verschmolzen; dagegen zeigen sie, und zwar vornehmlich an ganz alten Exemplaren, einen Zerfall in zwei Stücke in allen möglichen Uebergängen von solchen an, bei denen die Theilung eben erst angedeutet ist, bis zu jenen, welche vollständig in zwei gleiche Theile zerfallen sind.

Auf welche von den vorher unter 1. und 2. angedeuteten Entwicklungsarten die embolomeren Wirbel von Cricotus und Diplovertebron etc. ihre Entstehung genommen haben, mag ungewiss bleiben, und wird sich vielleicht auch ohne Kenntniss der Entwicklungsgeschichte niemals sicher entscheiden lassen. Ich halte die unter 2 als möglich hingestellte Entwicklungsweise für die wahrscheinlichere, wie ich denn sogar auch die Theilungserscheinungen an den Schwanzwirbeln von Sphenodon und anderen Reptilien als eine Art von „Embolomerie“ ansehe.

Auf ein detaillirteres Besprechen rhachitomer Wirbei verzichte ich schon deswegen, weil es gerade hierbei misslich ist, ohne das fragliche Material wirklich vor sich zu haben, nur auf Abbildungen hin bestimmte Ansichten zu äussern. Vor jeder Betrachtung solcher Wirbel halte ich es jedoch für zweckmässig, sich nochmals auf Grund der Entwicklung von Sphenodon an folgende Punkte zu erinnern:

1. Entsprechend der Art und Weise ihrer Entstehung machen sich auch an der ausgebildeten Wirbelsäule bei einzelnen Theilen derselben (Querfortsätzen, Rippen, Seitenfortsätzen, Neuralbögen, Bogenbasen) Erscheinungen von Doppelbildungen bemerkbar, die entweder allein in frühen Stadien klar sichtbar sind, um später davon nur noch mehr oder weniger deutliche Spuren zu zeigen, oder welche das ganze Leben hindurch sich unverändert erhalten.

2. Die jeden Wirbel ursprünglich zusammensetzenden beiden Sklerotomantheile zweier benachbarter Ursegmente können sich entweder völlig gleichmässig an dem Aufbau des definitiven Wirbels betheiligen oder der kaudale übertrifft darin den kranialen oder umgekehrt. (Beispiel: Rippen, Querfortsätze und Neuralbögen in den verschiedenen Körperregionen von Sphenodon).

3. Aus einem unpaaren Stück, dem medialen Theil des Sklerotoms, entwickelt sich der „Zwischenwirbel“, welcher, abgesehen davon, dass sich seine Theilstücke nicht doppelt anlegen, ebenso gestaltet ist, wie der Wirbel selbst, später aber eine sehr verschiedenartige Ausbildung erfahren kann. (Primärer Zwischenwirbelkörper meistens häutig oder knorpelig, seltener verkalkt — Schwanzwirbel ganz alter Hatterien —; untere Zwischenwirbelbögen entweder in der Gestalt eines geschlossenen Bogens oder zweier getrennter Stäbe, oder zweier ganz niedriger Stümpfe oder einer „Knochenspange“ oder einer Knochenspange mit Dornfortsatz; Bogenbasen des Zwischenwirbels bei Sphenodon meistens nur häutig.) Bei denjenigen Vertebraten, welche gelenkig mit einander verbundene Wirbelkörper besitzen, wird der Zwischenwirbelkörper zum grossen Theil für diese Gelenkanlage verbraucht. (Mit den Zwischenwirbelbögen ist durchaus nicht eine davon völlig verschiedene Kategorie von unteren Bögen zu verwechseln, welche von der Mitte des Wirbelkörpers ihre Entstehung nehmen; dieselben finden

sich bei Sphenodon nur an den letzten Schwanzwirbeln in schwacher Ausbildung.)

4. Jeder Wirbelkörper besteht zunächst aus einem die Chorda unmittelbar umhüllenden Theil, dem primären Wirbelkörper; derselbe kann entweder, weil die ihn umfassenden Bogenbasen häutig geblieben sind, mit Ausnahme der sich ihm später auflegenden dünnen Knochenlamellen fast unverändert das ganze Leben hindurch bestehen bleiben (letzte Schwanzwirbel von Sphenodon), oder er wird durch mehr oder minder umfangreiche knorpelige resp. knöcherne Bogenbasen so vollständig eingehüllt und verändert, dass er bei einer rein äusserlichen Betrachtung später nicht mehr erkennbar ist; aus primärem Wirbelkörper und Bogenbasen ist somit der sekundäre Wirbelkörper entstanden.

5. Einzelne Wirbelstücke — untere und obere Bögen (sowie auch Rippen) — zeigen eine grosse Neigung, sich im Laufe der Entwicklung, so lange eine festere Verknöcherung sie noch nicht daran hindert, (nach vorne) zu verschieben, und sie können sich somit später Theilen anfügen und sich mit diesen vereinigen, mit welchen sie ursprünglich nichts zu thun haben (z. B. untere Schwanzbögen (des Zwischenwirbels) bei Sphenodon; obere Wirbelbögen bei Chelonia imbricata (Götte [52])). Unter anderen haben Cope und seine Schüler diesen Umstand fast völlig übersehen und machten damit den folgenschweren Fehler, jedes Wirbelstück, an welchem ein unterer Bogen sass, ohne Wahl als „Intercentrum“ zu betrachten.

Zur näheren Illustrirung der bis jetzt erwähnten Punkte will ich statt zahlreicher nur einige wenige Beispiele, welche ich gerade in unserer Skelettsammlung vorfinde, anführen:

Carcharias spec.? aus Laysan. Die doppelten Wirbelkörper an den letzten Schwanzwirbeln wurden bereits oben erwähnt. Dieses Skelett bietet aber ausserdem noch ein schönes Beispiel für die Verdoppelung der oberen Bögen und die Verschiebbarkeit derselben. An der gesammten Wirbelsäule finden sich in jedem Segment zwei völlig entwickelte und ganz gleichmässig ausgebildete obere Bogen. Dieselben sitzen im hinteren Theil des Schwanzes ganz genau über dem (primären) Wirbelkörper, der eine auf der kranialen, der andere auf der kaudalen Hälfte desselben. Weiter kranialwärts beginnen sich

dieselben zu verschieben und zwar nach vorne, sodass bereits am vorderen Theil der Schwanzflosse der kaudale Bogen genau in der Mitte des Wirbels, der kraniale jedoch zwischen zwei Wirbeln, also oberhalb des Zwischenwirbels sich befindet. Dieses Verhalten bewahren sie in der ganzen übrigen Wirbelsäule.

Fistularia depressa Gthr. aus Laysan (von ausnahmsweiser Grösse). Ich kenne kein anderes Teleostierskelett, das auch nur annähernd in so hervorragender Weise selbst noch im höchsten Alter sichere Rückschlüsse auf die ursprünglichen Entwicklungsverhältnisse zulässt, wie dieses.

Abgesehen von einigen hinter dem Cranium gelegenen und völlig mit einander verschmolzenen Wirbeln zeigen alle übrigen in deutlichster Weise die mehr oder weniger genau in der Mitte derselben gelegene Verwachsungsnaht zwischen vorderen und hinteren Wirbelhälften (oder zwischen den ursprünglichen kaudalen und kranialen Sklerotomabschnitten), und lassen dadurch mit Sicherheit die ehemalige Grenze der Ursegmente bestimmen.

Dementsprechend sind auch sämmtliche Bogen doppelt; an den vorderen Wirbeln zeigen nur die Dornfortsätze diese Duplizität, an den hinteren dagegen sind selbst die Neuralbogen so vollständig in zwei Hälften zerlegt, dass zwischen ihnen eine Lücke bleibt, in welcher das Rückenmark unbedeckt zu Tage tritt. Ebenso sind an der Mehrzahl der Wirbel doppelte, weit von einander getrennte Seitenfortsätze vorhanden.

Nicht weniger klar lässt sich an diesem Sklelett der verschiedene Antheil der ehemaligen kaudalen und kranialen Sklerotomabschnitte beim Aufbau der Wirbeltheile beweisen.

An den 10 ersten freien Wirbeln (die verwachsenen sind nicht mitgezählt) praevalirt der vordere Bogen und Dornfortsatz, bis zum 20. sind sie dann fast genau gleich, und von da an überwiegt der hintere immer mehr und mehr, sodass nach dem 50. der vordere Dornfortsatz fast ganz verschwunden ist.

Bei den Seitenfortsätzen überwiegt der vordere dem hinteren gegenüber bedeutend an Grösse; vom 50. Wirbel an ist der hintere fast völlig verschwunden und am 64. ist auch der vordere nicht mehr da.

Cetaceen zeigen in der Schwanzwirbelsäule oft sehr gut Anklänge an die ursprünglichen Verhältnisse.

Bei einer 24 m langen Baläna musculus zeigen die

(unteren) Zwischenwirbelbögen dieselben Verschiedenheiten in der Ausbildung wie bei Hatteria. Zwischen dem 1. und 2. Schwanzwirbel erscheinen sie in der Gestalt von 2 getrennten Knochenstäben, dann folgen 12 vollständige Bogen, darauf zwei niedrige Spangen und schliesslich statt dieser 5 Paar rundliche Knochenstücke. Die von diesen Zwischenwirbelbogen wol zu unterscheidenden unteren Bogen der Wirbelkörper sind ebenfalls genau so ausgebildet wie bei Sphenodon. Am ersten Wirbel hinter dem Becken stellen sie eine seichte Rinne dar, deren Ränder sich an den darauffolgenden Wirbeln immer mehr erhöhen, sodass schliesslich richtige Bogen daraus geworden sind, welche vom 8. Schwanzwirbel an in zwei gleichmässig entwickelte vordere und hintere Stücke zerfallen. Obere Bögen: Vom 10. Schwanzwirbel an trägt nur der vordere Wirbeltheil dieselben, der hintere ist völlig frei von ihnen. Bei Balänoptera rostrata, Orca gladiator etc. zeigt die Schwanzwirbelsäule fast genau dieselben Verhältnisse, wie sie eben vom Finnwal geschildert wurden, und an zwei in Paris befindlichen Skeletten von Baläna Antipodum und Baläna mysticetus bemerkte ich dasselbe.

Beispiele für Doppelbildungen an den Schwanzwirbeln von Säugethieren führte schon Götte an; ich erwähne als vortreffliches Objekt hierfür nur noch den Biber, an dessen 11. Schwanzwirbel die Seitenfortsätze doppelt werden; vom 20. Kaudalwirbel an sind dieselben weit von einander getrennt, wie man auch von hier bis zum Schwanzende am gesammten Wirbel eine gleichmässig vordere und hintere Partie unterscheiden kann.

Von Vögeln führe ich nur an, dass ich an der Schwanzwirbelsäule kürzlich ausgeschlüpfter Jungen von Fregatta aquila und Phaeton rubricauda die Zwischenwirbelbogen ebenso ausgebildet finde wie bei Sphenodon.

Doch ich kehre von dieser Abschweifung wieder zurück, da ich den nach meiner Ansicht wichtigsten Momenten für die Betrachtung der Wirbelsäule noch einen Punkt hinzuzufügen habe.

6. Die im Laufe der Entwicklung angelegten Skeletttheile können in späterer Zeit die verschiedenste Ausbildung erfahren, je nachdem sie nur häutig bleiben oder knorpelig und knöchern werden und je nachdem sie getrennt verharren oder bei der Verknorpelung und Verknöcherung mit einander verschmelzen.

Bei Sphenoden z. B. finden sich am knöchernen Wirbel kurz nach dem Ausschlüpfen (die primären Wirbelkörper, Rippen und Seitenfortsätze ausgeschlossen) drei separate Stücke — ein Körper und zwei obere Bogenhälften. Es ist theoretisch aber wohl denkbar, dass die Stücke, welche bei Sphenodon nur noch beim Beginn der Verknorpelung von einander getrennt sind, bei anderen Vertebraten auch später nicht verschmelzen.

Wir hätten somit bei einem solchen imaginären Wirbel statt drei, acht Stücke, nämlich zwei vordere, zwei hintere Bogenbasen und zwei vordere, zwei hintere Neuralbogen. An der Schwanzwirbelsäule von Sphenodon mit ihren nur oberflächlich verschmolzenen Sklerotomabschnitten sind von diesen 8 möglichen ja bereits 6 wirklich angedeutet, nämlich zwei vordere und zwei hintere Neuralbogenhälften, sowie ein vorderer und ein hinterer sekundärer Wirbelkörper (verschmolzen aus zwei vorderen und zwei hinteren Wirbelbogenbasen).

Am Zwischenwirbel treffen wir bei Sphenodon — wieder ausser dem primären Zwischenwirbelkörper — zwei Knochenstücke. Es widerspricht aber durchaus nicht der Wahrscheinlichkeit, dass die Zwischenwirbelbogenbasen, welche bei Sphenodon häutig bleiben, in anderen Fällen ebenfalls verknorpeln respektive verknöchern und dass dann statt zwei, vier separate Stücke sich vorfinden.

In jedem Segment (Wirbel und Zwischenwirbel) besitzt Sphenodon — immer mit Ausnahme der oben angeführten Wirbeltheile und abgesehen vom Schwanz — also 5 einzelne Knochenstücke; theoretisch möglich sind jedoch zwölf, wenn dieselben vielleicht auch niemals bei einem Thier gleichzeitig zur Ausbildung gelangen.

Es kann mir nicht in den Sinn kommen, schon aus dem oben angedeuteten Grunde, weil mir eigenes Untersuchungsmaterial fehlt, alle bei rhachitomen Wirbeln beschriebenen Stücke identifiziren und meinen Anschauungen anpassen zu wollen; ich bin jedoch überzeugt, dass, wenn man unter Berücksichtigung der vorher angeführten sechs Punkte an die Deutung einer rhachitomen Wirbelsäule geht, man zu befriedigenderen Resultaten kommen wird, als jene es sind, auf Grund deren man zu dem, wie Götte mit Recht sagt, ungeheuerlichen Ergebniss

gelangt ist, dass die Wirbel von ganz nahe verwandten Gruppen (z. B. Schleichen und Lacerten) einander nicht homolog sind. Man hat eben meistens die einzelnen Wirbelstücke entweder nur zwecks systematischer Unterscheidung mit Namen belegt oder nach rein äusserlichen Aehnlichkeiten ohne Kenntniss ihrer ontogenetischen Entstehung mit einander verglichen und homologisirt.

Meiner Meinung nach ist es auch ein müssiges Beginnen, die Frage zu ventiliren, ob die „Embolomeren“ aus den „Rhachitomen“ entstanden sind, oder umgekehrt. Beide Formen sind weiter nichts als der Ausdruck eines verschiedenen Verknorpelungs- respektive Verknöcherungsprocesses einer ursprünglich gleichen Wirbelanlage.

Sternum und Schultergürtel.

Der jüngste von mir daraufhin untersuchte Embryo zeigte auf jeder Seite des Körpers eine längliche, theils aus Bindegewebe, theils aus Vorknorpel bestehende Platte, die gemeinsame Anlage der Scapula und des Coracoids, welche noch nicht wie später eine fast rein dorsal-ventrale, sondern jetzt dabei noch eine stark kranial-kaudale Richtung einschlägt. Ungefähr in der Mitte des kranialen Randes der einen dieser Platten setzt sich ein rundlicher, rein bindegewebiger Strang an, der ununterbrochen bis zur korrespondirenden Stelle an der anderen hinzieht; aus ihm entstehen die beiden Claviculae.

Fast dem ganzen medialen Rande der Scapula-Coracoidanlage jeder Seite liegt enge angefügt eine ungefähr dreieckige Platte auf; es sind die beiden Hälften des Sternums, die bis jetzt noch keine Spur von Knorpel aufweisen. Weit sind sie noch von einander getrennt, doch ist kranialwärts der Zwischenraum zwischen ihnen bedeutend geringer wie mehr kaudal. Dieses Verhalten ist übrigens ebenso wie auch die vorläufig noch abweichende Richtung der Scapula-Coracoidplatte theilweise durch die aufgerollte Lage des Embryos, sowie auch durch den noch sehr weiten Dottersacknabel bedingt.

Jede der Sternalplatten hängt mit dem distalen Ende der Rippe des 9. und 10. Wirbels zusammen, während die des 8. ganz in ihrer Nähe endet. Bald fügt sich noch die Rippe des 11. Wirbels an, und diese drei Rippen, durch welche man sich

wohl das Sternum überhaupt erst entstanden zu denken hat, bleiben fortan in dauernder Verbindung mit demselben; die letzte von ihnen erhält später ebenfalls die schaufelförmigen Fortsätze, welche die Rumpfrippen besitzen, die beiden anderen entbehren derselben. (Bei alten Exemplaren verbindet sich auch noch eine vierte Rippe mit den kaudalen Brustbeinenden, aber nicht mehr knorpelig, sondern nur durch ein sehnenartiges Band.)

Die Verknorpelung des Brustbeins erfolgt relativ spät und auch in diesem Zustande ist seine Verbindung mit den obigen Rippen eine durchaus kontinuirliche; später aber gliedern sich dieselben wieder etwas von ihnen ab.

Die Verwachsung der Brustbeinhälften erfolgt zunächst kranial und schreitet allmählich kaudal weiter fort; doch zeigt eine tiefe Spalte an dem hinteren Theile noch lange die ehemalige Trennung an.

Eine Verknöcherung des Sternums findet niemals statt, sondern in den Knorpel desselben lagern sich nur Kalksalze ab.

In späteren Stadien bildet sich an den lateral-kranialen Rändern ein Falz aus, in welchen die medial-kaudalen Theile des Coracoids nutenartig hineinragen, wodurch eine gelenkige Verbindung dieser Skeletttheile gebildet wird.

Nachdem die Schulterbeinplatte völlig verknorpelt ist, nimmt sie allmählich auch ihre definitive Lage an. Mittlerweile sind auf ihr an zwei Stellen Knochenplatten aufgetreten und erst dadurch wird es möglich, an der vorher einheitlichen Anlage Scapula und Coracoid zu unterscheiden. Die Knochenplatten nähern sich allmählich und schliesslich werden sie nur noch durch einen schmalen Knorpelstreif von einander geschieden. Derselbe verläuft etwas lateral von einem kleinen im kranialen Theil des Coracoids befindlichen Loch, durch welches ein Nerv sowie ein kleines Gefäss hindurchtritt, und setzt sich kaudal bis in die an dem kaudalen Rande befindliche Gelenkpfanne für den humerus fort, die dadurch während langer Zeit in zwei Hälften getheilt wird.

Das laterale und dorsale, beilförmige Stück der Scapula verknöchert nie, sondern bleibt stets knorpelig und verkalkt später nur; es kann als Suprascapulare bezeichnet werden.

Auch die medialen Partien des Coracoids sind

dauernd knorpelig; die kaudalen Abschnitte desselben gelenken mit dem Sternum, die kranialen bleiben frei und die der einen Seite schieben sich oftmals über die der anderen herüber.

Eine Fensterbildung ist im Coracoid nie vorhanden.

Clavicula.

Wie ich bereits sagte, verbindet ein einheitlicher auch in der Mitte nicht unterbrochene Strang die bindegewebigen Scapula-Coracoid-Anlagen. Anfangs besteht derselbe nur aus embryonalem Bindegewebe, bald aber tritt in ihm rechts und links je ein Knochen auf. Die Vorgänge dabei sind folgende:

In der axialen Partie des Stranges bemerkt man zunächst eine ganz unbedeutende, bald aber an Mächtigkeit zunehmende Ablagerung von Knochensubstanz, welche anfangs noch zellenfrei ist. Dieselbe entsteht deutlich als ein Ausscheidungsprodukt der sie peripher umgebenden Zellen. Sobald die Knochenmasse nur einigermassen an Volum zunimmt, zeigen sich auch Zellen, richtige Knochenzellen, innerhalb derselben. Man sieht nämlich, wie die ursprünglich noch indifferenten Zellen des Stranges je weiter nach dem Innern desto mehr sich zu verändern beginnen. Ihr Protoplasma vermehrt sich, und während vorher an ihnen kaum eine Intercellularsubstanz nachzuweisen war, wird dieselbe jetzt nach der Axe hin immer deutlicher und nimmt den Charakter von Knochenmasse an. So liegen dann schliesslich die ehemaligen Bindegewebszellen, deren Kerne sich auch successive vergrösserten, innerhalb einer Art Knochenkapsel, welche sie selbst abgeschieden haben, und an welcher man auch die ersten Spuren der, von den nunmehrigen Knochenzellen sternförmig ausstrahlenden, feinsten Knochenkanälchen bemerkt, bis in welche sich das den Kern in noch sehr reichlichem Maasse umgebende Zellprotoplasma hinein erstreckt.

Je älter der Knochen ist, desto mehr erlangen seine Zellen das Ansehen typischer Knochenkörperchen. Dieselben sind mit sehr zahlreichen Ausläufern, den eben erwähnten Kanälchen versehen, welche den ganzen Knochen mit einem feinen, überall mit einander anastomosirenden Netzwerk durchziehen.

Mittlerweile haben sich an der Peripherie des Claviculastranges mehrere Lagen der vorher indifferenten Zellen abgeplattet und lassen sich nun als Periost unterscheiden, das,

sobald die von ihm eingeschlossenen Zellen sämmtlich zu Knochenzellen aufgebraucht sind, von da an für die periphere Vergrösserung des Knochens sorgt, indem nun seine Zellen ebenfalls Knochensubstanz absondern und selbst zu Knochenzellen werden.

An der Stelle, an welcher die Clavicula der Scapula angeheftet ist, sind von vorneherein stärkere Bindegewebsfasern zu sehen; später verknöchern dieselben und lassen sich dann als „Sharpey'sche Fasern" im Knochen erkennen.

Sehr frühzeitig tritt in dem eben gebildeten Claviculaknochen die Markbildung auf, indem kleine Blutgefässe an mehreren Stellen in denselben hineindringen und ihn gleichsam von innen wieder aushöhlen. Die Gefässe sind im Markraum nicht etwa ohne Wandung; eine solche ist trotz ihrer meistens ausserordentlichen Zartheit, dennoch deutlich mit ihren grossen spindelförmigen Zellkernen nachzuweisen.

Der Prozess der Markbildung verläuft genau ebenso, wie innerhalb des verkalkten Knorpels, an dem ich ihn ja bei der Verknöcherung der Wirbelkörper bereits genauer schilderte. Wie dort der Knorpel, so wird hier der Knochen von innen her immer wieder aufgelöst, und seine zelligen Elemente werden frei. Auch die Produkte der Markbildung sind dieselben wie beim Knorpel; alle schon dort erwähnten Arten von Markzellen findet man auch hier, und dabei ist es bemerkenswerth, dass dieselben — und zwar sowohl die kleineren, fast nur aus Kernen bestehenden, als auch die grösseren — in die Blutgefässe selbst hineingelangen. Fast auf jedem Schnitt durch die Clavicula findet man sie in Menge mit Blutkörperchen vermischt innerhalb der Gefässe.

Ich möchte darauf hinweisen, dass die ganze Art und Weise dieser Knochenbildung eine grosse Aehnlichkeit besitzt mit der Entstehung und weiteren Ausbildung des Knorpels. Der Hauptunterschied ist eigentlich nur ein chemischer; hier scheiden die Zellen von vorneherein Knochensubstanz aus, dort erhalten sie diese Fähigkeit erst später (bei der „Verkalkung" der Knochenzellen kurz vor der Markbildung).

In mittleren und späteren Entwicklungsstadien bildet die Clavicula eine einheitliche Röhre; sie vergrössert sich dadurch, dass in ihrem Inneren fortwährend Knochen aufgelöst, an ihrer

Peripherie dagegen stets vom Periost aus neuer hinzugefügt wird. Nach dem Ausschlüpfen stellt die Clavicula — namentlich an ihren Enden — nicht mehr eine einzige Röhre dar, sondern es durchziehen sie mehrere Markkanäle, weil die Gefässe sich innerhalb der Knochensubstanz häufiger zu verzweigen beginnen. Eine Hinzufügung neuer Knochenmassen im Inneren habe ich nie bemerkt, sondern stets, selbst bei den ältesten Embryonen, nur eine periostale Verknöcherung gesehen.

Im Querschnitt ist die Clavicula entweder drehrund oder mehr oder weniger länglich; halbrinnenförmig — und damit etwa an die rinnenförmige, dem Procoracoid aufsitzende Clavicula der Anuren erinnernd — dagegen nie. Nur an den Stellen, an welchen ein Gefäss hineintritt, kann auf Querschnitten eine solche nicht ganz geschlossene Rinne vorgetäuscht werden.

Irgend eine Spur von Knorpel ist an der Clavicula niemals aufzufinden.

Am Ende des Embryonallebens sehen wir die knöcherne Clavicula an einem Knorpelvorsprung der Scapula — dem Akromion — ungefähr in der Mitte derselben mit Bindegewebsfasern angeheftet.

Die Schlüsselbeine der rechten und der linken Seite sind von einander getrennt durch das

Episternum.

Dasselbe tritt etwas später auf wie die Clavicula. Zu einer Zeit, in welcher in dem einheitlichen Strang der Schlüsselbeinanlage sich bereits rechts und links der Claviculaknochen gebildet hat, ist der mediale Theil desselben noch bindegewebig. Von dieser Stelle aus beginnt die Entwicklung des Episternums, indem sich an ihr ein kleiner, ungefähr dreieckiger, mit der Spitze kaudalwärts gerichteter Fortsatz auszubilden anfängt. In ihm entwickelt sich bald darauf in genau derselben Weise, wie ich es bei der Clavicula schilderte, Knochen. Derselbe wächst, so lange die beiden Hälften des Sternums noch weit getrennt sind, zwischen diese kaudalwärts herunter; sobald sich letztere einander nähern, legen sie sich seitlich an das Episternum an, und schliesslich liegt dasselbe, nachdem sie mit einander verwachsen sind, auf der Sternalplatte. Andererseits wächst der episternale Knochen aber auch (an der Basis des Dreiecks) den

medialen Enden der beiden Schlüsselbeine entgegen und legt sich dicht an dieselben — an der kaudalen Seite — an, indem sich sowohl die Claviculaenden als auch die lateralen Forsätze des Episternums zuspitzen. Bei alten Thieren kann das Episternum mit den Claviceln völlig verschmelzen; bei jüngeren lässt es sich aber meistens leicht davon trennen. Obgleich es immer als ein einheitlicher Knochen auftritt, so deuten doch einige Anzeichen darauf hin, dass es ursprünglich aus einer doppelten Bildung hervorgegangen ist. Schon beim ersten Auftreten der axialen Knochenmasse (die ebenso wie bei der Clavicula entsteht), findet sich eine, zwar mit einander verschmolzene, aber doch deutlich doppelte Anlage derselben, und auch in späteren Stadien deutet eine äussere, der Länge nach verlaufende Rinne auf eine solche hin.

Ich sehe das Episternum als eine selbständige Bildung entstehen und finde bei Hatteria nicht, dass sich dasselbe aus den medialen Enden des Schlüsselbeines entwickelt, indem diese in der Mitte zusammenstossen, dann umbiegen und kaudalwärts weiter wachsen, wie es Götte bei Cnemidophorus spec. schildert.

Man wird auch sonst leicht meine abweichenden Angaben gegenüber Götte's Befunden bei der Claviculaentwicklung bemerken. Ich finde z. B. bei Hatteria nicht, wie ich oben schilderte, dass sich die Clavicula rinnenartig anlegt, dann röhrenartig wird und dabei eine weichbleibende Zellmasse in ihr Inneres aufnimmt, aus der später das Mark sich bildet; ich bin auch nicht der Meinung, dass die Clavicula nur als ein Ast oder Fortsatz des Schulterblattes zu betrachten ist, sondern halte sie für eine völlig selbständige Bildung. Mit demselben und vielleicht sogar mit noch grösserem Recht würde man ja sonst auch sagen müssen, dass das Sternum nur eine Fortsetzung des Coracoids ist, weil anfangs jede seiner Hälften, äusserlich betrachtet, mit der Anlage des Coracoids in Verbindung steht.

Ich betrachte die Clavicula und das Episternum nur als Hautknochen, die ihre ursprüngliche Lage (welche ja die Stegocephalen noch zeigen) verlassen haben und in die Tiefe gerückt sind. — Denselben phylogenetischen Entwicklungsweg werden die

Bauchrippen

durchlaufen haben. Bei Sphenodon erscheinen dieselben in frühen Stadien zunächst als eine unbedeutende Lage einzelner Zellen, welche in regelmässigen Abständen zwischen den Muskelzellen, aus welchen später die obersten Schichten der Bauchmuskulatur sich bilden werden, angeordnet sind. Später machen sie sich bereits als ein deutlicher Strang bemerkbar, welcher aus Längsfasern mit dicht darin eingelagerten länglichen Kernen besteht. Da in dieser Zeit der Dotternabel noch von bedeutendem Umfang ist, so können diese Stränge sich *median* noch *nicht schliessen*, und jede Bauchrippe besteht daher zunächst aus *zwei* seitlichen Theilen (welche nahezu *senkrecht* zur Körperaxe liegen, während sie später eine *schräge* Richtung zu derselben innehalten), die erst dann zu *einem* Stück zusammenfliessen, wenn der allmählich sich schliessende Nabel es zulässt.

Die ersten *Verknöcherungen* erscheinen in den bindegewebigen Bauchrippen erst recht spät — gegen Ende der Embryonalzeit — und zwar zunächst in den *seitlichen* Partien, wobei nicht selten eine gewisse Unregelmässigkeit sich bemerkbar macht; so kann eine Rippe bereits an *beiden* Seiten die Verknöcherungen besitzen, während die nächstfolgende noch keine Spur davon aufweist oder sie nur an *einer* Seite ausgebildet hat. Immer jedoch findet man schliesslich in jeder Rippe *zwei* laterale Knochenstäbe, welche ebenso *axial* in dem ursprünglichen Bindegewebsstrange liegen und auch genau auf *eben dieselbe Weise* gebildet werden wie die Knochen der Clavicula oder des Episternums.

Die Beziehungen der embryonalen Bauchrippen zu den Muskeln kann ich nur ganz oberflächllich angeben. Unterhalb der Haut finde ich eine dünne Muskellage, welche in einer zur Körperaxe parallelen Richtung *über* die Bauchrippen hinwegzieht, darunter liegen kurze Muskelfasern, die sich *zwischen* dieselben — ebenfalls parallel zur Längsaxe — ausspannen und an ihre kaudalen resp. kranialen Ränder sich anheften. Eine dritte Lage schliesslich verläuft *unter* denselben in *schräger* Richtung.

Sehr spät, meistens erst nach dem Ausschlüpfen, findet sich auch in der *medianen* Partie der Bauchrippe noch ein unpaares Knochenstück, das die beiden lateral gelegenen mit einander

verbindet, indem es sich ihnen kaudal anfügt. Lange Zeit hindurch bleiben diese drei Stücke getrennt bestehen. Bei ganz alten Thieren können sie aber fest miteinander verschmelzen, und bei diesen findet man bisweilen auch, dass einige benachbarte Bauchrippen sich derartig verbinden, dass von dem unpaaren Stück ein Fortsatz sich gerade in der Medianlinie nach vorne erstreckt und mit der vorhergehenden Rippe verlöthet.

Ein Markraum scheint in den Bauchrippen niemals gebildet zu werden; wenigstens zeigen dieselben bei einem 23 ctm langen Thier noch keine Spur davon und stellen auch hier nur einen ziemlich derben, völlig soliden Knochenstab mit spärlichen Zellen dar.

Beckengürtel.

In dem jüngsten daraufhin untersuchten Stadium finde ich jede Beckenhälfte als eine einheitliche Anlage vor, die bereits zum grössten Theil aus Knorpel oder Vorknorpel besteht; der ventrale Theil derselben entspricht dem Os pubis (kraniale Partie) und dem Os ischii (kaudale Partie), der dorsale dem Os ilii. Auch im Acetabulum sind die drei Beckenkomponenten mit einander verschmolzen, doch lässt die Anordnung der Kerne im dortigen Knorpel eine Abgrenzung des Iliums gegen das Os pubis und Ischii erkennen; zwischen den beiden letzteren Stücken ist eine solche dagegen nicht nachweisbar.

Weiter ventral und nach der Medianlinie zu sind Os pubis und Os ischii von einander getrennt durch das foramen pubo ischiadicum (foramen obturatum, f. cordiforme); dasselbe ist mit Bindegewebe ausgefüllt und enthält keine Spur von Knorpel; es ist jedenfalls nicht als eine nachträgliche Fensterbildung im Knorpel entstanden, sondern wurde offenbar dadurch gebildet, dass O. pubis und O. ischii beim Wachsthum nach der Medianlinie hin sich peripher gabelten und das foramen gleichsam umwuchsen.

Während O. pubis und O. ischii im Acetabulum völlig verschmolzen sind, befindet sich etwas dorsal-lateral vom for. puboischiadicum ebenfalls eine derartige Kernanordnung in ihrem gemeinsamen Knorpel, dass man dort auf ihre ehemalige Trennung schliessen könnte. Es dürfte daher berechtigt sein, anzunehmen,

dass ein einheitlicher (ob primär oder sekundär einheitlich kann ich mit Bestimmtheit nicht entscheiden) Pubis-Ischium-Knorpel vom Acetabulum aus (wo er von Ilium getrennt war) medianwärts weiterwuchs, sich dabei aber gabelte und dadurch dem Foramen Pubo-ischiadicum zur Entstehung Veranlassung gab; während er ventral-medianwärts sich vergrösserte, verschmolz er dorsal-lateral vom Foramen aber wieder, wovon die Lage der Kerne auch später noch eine Andeutung giebt.

Es ist wichtig, zu betonen, dass das Foramen medianwärts von dem Pubis-ischium-Knorpel aber nicht völlig umwachsen wird, sondern hier stets offen bleibt und von dem Foramen der anderen Seite nur durch Bindegewebe getrennt wird.

Neben dem For. pubo-ischiadicum findet sich noch eine zweite, kleine Durchbohrung des Beckens, der Canalis obturatorius im lateralen Theil des O. pubis.

Das Ilium legt sich an zwei Sakralrippen an; während es bei älteren Thieren an dieser Verbindungsstelle aber auch endet, erstreckt es sich in diesem frühen Stadium noch beträchtlich über dasselbe hinaus bis fast in die Höhe der Firste der Neuralbogen. Ein bindegewebiges Band setzt sich hier an das Ende des Iliums an, zieht unmittelbar unter der Haut noch etwas dorsal weiter und verbindet sich mit einem eben solchen der anderen Seite (ein processus spinosus findet sich jetzt noch nicht an der Wirbelsäule).

Die beiden Beckenhälften sind in der Medianlinie anfangs noch durch eine breite knorpelfreie Zone von einander getrennt. In späteren Stadien verschwindet diese Trennung aber und das gesammte Becken stellt dann eine durchaus einheitliche Knorpelmasse dar.

Bald darauf treten in den drei Beckentheilen jeder Seite Verknöcherungen auf, und die daraus entstehenden Knochen bleiben stets von einander getrennt; nur im Acetabulum können sie später verschmelzen.

In der Medianlinie ist sowohl zwischen den beiden Pubis- als auch den beiden Ischii-Knochen dauernd eine Knorpelnaht vorhanden, welche bei jugendlichen Individuen noch sehr breit sein kann. Zwischen den Pubis-Knochen verkalken die kranialen und zwischen den Ischii-Knochen die kaudalen Abschnitte

dieses Knorpels häufig und dadurch wird der Anschein einer gewissen Abgliederung jener Theile hervorgerufen. Bei Sphenodon sind aber sowohl das „Epipubis" als auch das „Hypoischium" nur Stücke der Knorpelnaht, welche bei der vorschreitenden Verknöcherung des Beckens in der Medianlinie stehen bleibt und welche an die Stelle der ursprünglichen bindegewebigen Verbindung der beiden Beckenhälften getreten ist. Der Knorpel des Hypoischiums ist in Gestalt und Grösse recht variabel: meistens ist er nur unbedeutend, bisweilen jedoch fand ich ihn als einen Knorpelstab, der fast dieselbe oder sogar noch eine erheblichere Länge besass, wie die Symphysis Ischii selbst.

Gegenbauer sieht keinen Grund, diese medianen Knorpelstücke als besondere Skeletttheile zu betrachten und findet, dass ihnen nur für die einzelnen Abtheilungen eine Bedeutung zukommt, da sie „an dem Gange der Organveränderung durch die Vertebratenorganisation keinen Theil nehmen". Ich meinerseits möchte auch auf das Bedenkliche aufmerksam machen, das Epipubis mit dem Hautknochen! des Episternums homologisiren zu wollen, wie es in der That geschehen ist.

Bereits oben sagte ich, dass sich zwischen den beiderseitigen foramina pubo-ischiadica von vorneherein kein Knorpel, sondern nur Bindegewebe findet; auch später (so z. B. noch bei einem 23 cm langen Thier ist das der Fall); es erstrecken sich zwar sowohl von der Symphysis pubis als auch von der Symphysis ischii aus zwei kleine Knorpelzipfel kaudal respektive kranial etwas entgegen, doch vereinigen sie sich durchaus nicht, sondern sind nur durch ein bindegewebiges Band (Ligamentum medianum pelvis, Mehnert) mit einander verbunden. Sphenodon zeigt hierin also keine Uebereinstimmung mit den Cheloniern, bei welchen eine breite Knorpel- respektive Knochenbrücke an Stelle dieses Bandes vorhanden ist, und die entgegengesetzten Angaben Osawas und Gegenbauers sowie die bekannte Abbildung in Wiedersheim's Lehrbuch, die statt des Bandes Knorpel zeigt, muss demnach korrigirt werden.

Extremitäten.

Carpus. Nachdem durch Bayer, Dollo und Baur das Vorhandensein eines zweiten Centrale nachgewiesen war,

kannte man an dem Carpus von Sphenodon alle typischen Stücke. Beim Erwachsenen sind nämlich vorhanden: 5 Carpalia distalia (Bayer nahm fälschlich an, dass das Carpale 5 in der Epiphyse des 5. Carpale stecke; ich finde es stets als freien Knorpel oder Knochen, was übrigens Baur auch bereits sah) 1 Ulnare, 1 Radiale, 1 Intermedium und 2 Centralia, im Ganzen also 10 Elemente, ebensoviel, wie es nach der Theorie des Cheiropterygiums erforderlich ist.

Die Mehrzahl der Embryonen, namentlich älterer Stadien, zeigt ebenfalls nur diese 10 Stücke.

Bei einer ganzen Reihe — ich habe absichtlich eine grosse Anzahl von Extremitätenpräparaten angefertigt — finde ich aber von dieser Regel Abweichungen.

Die häufigste besteht darin, dass sich zwischen Ulnare, Intermedium und Centrale 2 ein kleiner Knorpel einschiebt, der nur als 3. Centrale beseichnet werden kann; später verschwindet derselbe, ich bin aber nicht im Stande, nachzuweisen, mit welchem der benachbarten Knorpeln er verschmilzt.

Sehr viel seltener sah ich ein kleines Knorpelstück zwischen Carpale 2 und 3 sowie Centrale 1. Auch dieses wäre wohl nur als ein weiteres Centrale anzusehen.

Ausserdem fanden sich ganz vereinzelt Ausbildungen des Carpus, die ich nur als Anomalien bezeichnen kann. So waren in einem Fall vorhanden: 5 Carpalia distalia, 3! ganz gleich grosse Centralia, 1 Ulnare und 1 Radiale, welches mit dem Intermedium zu einem Stück verschmolzen war. Ein anderes Mal waren im Carpus nur 5 Stücke vorhanden und zwar in folgender Weise: 1 Radiale, 1 Intermedium + Centrale 1 + Centrale 2 (das + Zeichen soll die Verschmelzung der einzelnen Stücke bezeichnen), 1 Ulnare + Carpale 4 + Carpale 5, 1 Carpale 3, 1 Carpale 2 + Carpale 1.

Das Centrale 2 verknorpelt viel früher wie Centrale 1; letzteres kann, während fast alle übrigen Carpalstücke bereits knorpelig sind, mit dem Radiale und Intermedium zusammen noch ein einheitliches Bindegewebe- oder Vorknorpelstück bilden, an welchem zunächst das Intermedium verknorpelt; die beiden anderen Stücke trennen sich aus der gemeinsamen Anlage dann erst etwas später ab. Auch das Carpale distale 1 erscheint nicht

so früh wie die übrigen, sodass demnach die ganze radiale Carpusseite etwas später verknorpelt wie die ulnare.

Ausser den bereits angeführten Carpalknochen findet sich noch ein Pisiforme. Da dasselbe von Anfang an so ausserordentlich dicht dem Ulnare anliegt, so stellte ich es bei meiner ersten Mittheilung darüber (110) als wahrscheinlich hin, dass dasselbe als Spross von diesem entstanden sei. Das ist jedoch nicht der Fall; es unterliegt vielmehr, wie ich durch erneute Schnittserien es nachweisen konnte, keinem Zweifel, dass das Pisiforme selbständig entsteht und zwar völlig isolirt innerhalb eines sehnenartigen Bindegewebsstranges.

Genau in derselben Weise wie dieses Pisiforme auf dem Ulnare nach der Volarfläche vorspringt, erhebt sich später auf dem Radiale ebenfalls nach dieser Seite hin ein hakenförmiger Fortsatz. Derselbe besteht nie als ein selbstständiges Stück, sondern stellt nur einen Auswuchs des Radiale dar. Bei der späteren der Verknöcherung vorangehenden centralen Verkalkung beginnt dieselbe an zwei Stellen, im basalen Theil und im Haken des Radiale; sehr bald jedoch verschmelzen diese beiden Kerne.

Auf die Streitfrage bezüglich des Pisiforme, der Sesambeine etc. der Vertebraten glaube ich hier nicht näher eingehen zu dürfen. Jedenfalls halte ich diese Gebilde für sehr alte Erwerbungen, kann aber weder in dem ulnaren Pisiforme noch in dem radialen Haken die Andeutung eines 6. respektive 7. Fingers sehen.

Tarsus.

Bei alten Thieren wird der proximale Theil des Tarsus durch einen einzigen Knochen dargestellt. Während einige Autoren (Günther, Bayer) in demselben eine Naht fanden und ihn demnach aus zwei Knochenstücken verschmolzen sein lassen, sah ich dieselbe (mit Osawa) an den von mir untersuchten Exemplaren dagegen nie. Der distale Tarsus besteht immer mindestens aus 3 Stücken (Tarsale distale 2, 3, 4). Die Angaben von Günther und Bayer, dass nur zwei vorhanden wären, berichtete bereits Baur. Oft findet sich daneben aber noch ein 4. sehr kleines Knorpel-Stück, das Tarsale dist. 1, welches Osawa ebenfalls sah.

Bei Embryonen sind in den weitaus meisten Fällen 6

Tarsalstücke vorhanden und zwar 1 Fibulare, 1 Tibiale+Intermedium und die Tarsalia dist. 1, 2, 3, 4. Von den letzteren ist das 4. am grössten, das erste zwar am kleinsten aber dennoch stets als ein deutlicher, besonderer Knorpel erkennbar; bisweilen scheint dieser mit dem Metatarsus 1 zu verschmelzen, doch meistens trifft man ihn, wie bereits erwähnt, auch im hohen Alter noch isolirt an.

Das proximale Ende des Metatarsale 5 (dass dieses übrigens nicht, wie Bayer fälschlich angiebt, ein Tarsale 5 sein kann, zeigte schon Baur), ist meistens von dem gegenüberliegenden Fibulare durch einen ziemlich breiten Zwischenraum getrennt, und in demselben sehe ich nicht selten eine kompakte bindegewebige Masse, welche sogar den Eindruck von Vorknorpelgewebe machen kann, ohne allerdings jemals zu wirklichem Knorpel zu werden; später verschwindet dieselbe wieder, indem sie, wie ich glaube, mit dem Metatarsale 5 verschmilzt. Man dürfte hierin eine Andeutung des Tarsale 5 vor sich haben, das sonst bei keinem Reptil gefunden wurde, es sei denn, dass Stereosternum tumidum, welches 5 isolirte Tarsalia distalia besitzt, wirklich ein mit den Rhynchocephalen verwandtes Reptil und kein Batrachier ist.

Das Metatarsale 5 hat anfangs dasselbe Ansehen wie die übrigen Metatarsalia; in späteren Stadien wächst sein proximales Ende zu einer lateral vorspringenden Ecke aus; da das aber erst nach der etwaigen Verschmelzung des Tarsale 5 geschieht — sicher ist von jenem in dieser Zeit auch keine Spur mehr vorhanden — so stellt diese Ecke jedenfalls nicht unmittelbar den verschmolzenen Tarsalknochen dar.

Schon lange vor dem Ausschlüpfen verschmelzen die Tarsalia proximalia zu einem Knorpelstück ohne nachweisbare Naht.

Wie beim Carpus die radiale Seite später verknorpelt als die ulnare, so beim Tarsus die fibulare etwas später wie die tibiale; während letztere bereits verknorpelt ist, ist das dem Fibulare entsprechende Stück des „Astragalus“ noch völlig bindegewebig.

So wie ich es bis jetzt beschrieb, ist das Verhalten des Tarsus in der Mehrzahl der Fälle. Hin und wieder traf ich Abweichungen davon an.

Die häufigste besteht in dem Vorhandensein eines

kleinen Knorpelstückes zwischen dem Fibulare und dem mit dem Tibiale verschmolzenen Intermedium; in seiner Lage entspricht es einem ähnlichen Stückchen des Carpus und ist unzweifelhaft als eine Centrale zu bezeichnen.

Sehr viel seltener fand ich ein derartiges Stück zwischen Tarsale 3, Tarsale 4 und dem „Astragalus"; auch dieses muss als eine Centrale angesehen werden.

Einmal (unter sehr vielen Fällen) traf ich diese zwei Centralia gleichzeitig an und ebenfalls nur einmal war das spätere ganz einheitliche, grosse proximale Tarsalstück getrennt in vier einzelne Knorpel, nämlich in 1 Tibiale, 1 Fibulare, 1 Intermedium und 1 Centrale.

Verknöcherung des Carpus und Tarsus.

Während Armknochen, Metacarpus und Phalangen sowie die gleichen Theile der hintern Extremität in derselben Weise verknöchern, wie ich es bei der Wirbelsäule schilderte, weicht der Carpus sammt dem Pisiforme und der Tarsus davon etwas ab.

In embryonaler Zeit ist noch keine Spur von Verknöcherung vorhanden und bei einem 23 cm langen Thier hat dieselben erst theilweise begonnen.

In dem bis dahin völlig unveränderten Knorpel der Carpalia (z. B. dem Ulnare) treten im Centrum zunächst Kalkablagerungen auf; während an den Wirbeln (und den anderen auf dieselbe Weise entstehenden Knochen) vor der Markbildung bereits die Wand der Knorpelzellen direkt so verkalkt, dass sie bei Tinktion die Reaktion wirklicher Knochensubstanz giebt, ist das hier nicht der Fall; es lagern sich vielmehr in der sehr voluminösen Intercellularsubstanz des Knorpels unregelmässig geformte Kalkknollen dicht bei einander ab; entkalkt und färbt man einen derartigen Knorpel, so zeigt er (im Gegensatz zum Wirbel) dieselbe Färbung wie die periphere noch nicht verkalkte Knorpelpartie; das heisst, er ist eben Knorpel geblieben und noch nicht in Knochensubstanz umgewandelt.

In diesem Zustande der centralen Verkalkung verbleiben mehrere Carpalia das ganze Leben hindurch (selbst bei sehr alten Individuen ist das z. B. noch beim 1., 4. und 5. Carpale

distale und dem Radiale der Fall). Die übrigen gehen jedoch einen Schritt weiter und gelangen zur wirklichen Verknöcherung.

Beim Beginn derselben dringt in den verkalkten Knorpel von der dorsalen Seite her ein Blutgefäss hinein; damit beginnt die Bildung von Markräumen und zwar auf dieselbe Weise, wie es bei der Wirbelsäule und der Clavicula beschrieben wurde. Gleichzeitig damit ändert auch die Knorpelgrundsubstanz offenbar ihre Constitution; die Kalkknollen in ihr verschwinden, statt dessen aber bekommt sie selbst eine gewisse Aehnlichkeit mit Knochenmasse, wenigstens reagirt sie bei Färbungen mit Indigocarmin, Eosin, Orange etc. theilweise in ähnlicher Art wie diese. Während bei den grossen, blasigen Knorpelzellen des medialen Theils der Bogenbasen jedoch die gesammte allerdings dünne Intercellularsubstanz vor und während der Markbildung Knochenfärbung annehmen, geschieht dieses hier nur zum Theil, es kommt daher auch nur eine Mischfarbe zu Stande, die an einzelnen Partien mehr zur Knorpel- an anderen mehr zur Knochenfärbung hinneigt. Das letztere ist am meisten an der Eintrittsstelle des Blutgefässes der Fall; hier hat sich mittlerweile durch die Thätigkeit eines bindegewebigen Perichondriums respektive Periost's ein peripherer Knochen gebildet; besitzt derselbe auch lange nicht eine solche Ausdehnung wie die äussere Knochenlamelle des Wirbelkörpers z. B., so dürfte er dennoch direkt mit diesem perichondrischen Knochen zu vergleichen sein. Wie dort in der Nähe der Knochenplatten der Knorpel am stärksten — ich gebrauchte vergleichsweise den Ausdruck „wie durch Kontaktmetamorphose" — verknöcherte, so geschieht das auch hier, wenngleich nicht in so hohem Grade.

Ausser dieser perichondrotischen und theilweise direkten Verknöcherung kommt hier aber noch eine „entochondrotische" vor. Auch diese scheint zunächst ihren Ausgang von dem perichondrotischen Knochen zu nehmen, indem von ihm aus sich Knochenschichten und späterhin ganze Knochenbalken auf den von den Markräumen angefressenen (und wie gesagt theilweise bereits direkt verknöcherten) Knorpel ablagern. Die Art und Weise der Entstehung derselben ist mir in allen Einzelheiten noch nicht völlig klar, jedoch kann ich das bereits sagen, so ketzerisch es auch klingen mag, dass bei ihrer Entwicklung die Markzellen jedenfalls nichts zu thun haben,

indem dieselben etwa zu „Osteoblasten“ würden. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass die Knorpelzellen in der unmittelbaren Umgebung der Markräume selbst die Rolle der „Osteoblasten“ übernehmen. Sobald die Knorpelkapseln nach dem Markraum hin geöffnet sind, wandern nicht alle Zellen aus ihnen heraus, sondern einige bleiben in der geöffneten Knorpelhöhle stecken (es sind nicht etwa dort hinein-, sondern noch nicht ausgewanderte Markzellen) und beginnen erneute Lebensthätigkeit zu zeigen, indem sie ihre alte Funktion, Intercellularmasse zu produziren, wieder aufnehmen. Nun aber scheiden sie an Stelle von Knorpel Knochen ab und lagern denselben schichtweise auf den von ihnen früher erzeugten — theilweise auch bereits etwas verknöcherten — Knorpel. Die ehemalige Knorpelzelle wird also ebenfalls bei dieser typisch-entochondrotischen Verknöcherung direkt zur Knochenzelle. Auch dieser Vorgang beginnt zunächst in der Nähe des perichondrotischen Knochens und schreitet dann allmählich nach dem Innern hin fort.

Als Endresultat der ganzen Verknöcherung finden wir eine knöcherne Kapsel, welche nach der Gelenkfläche des Carpus- oder Tarsusknochen hin noch mit dünnem (Gelenk-) Knorpel überzogen ist und im Innern ein weitläufiges Netzwerk von Knochenbalken aufweist, zwischen denen Markzellen massenhaft angehäuft sind und zwar wiederum in demselben grosszelligen, wabenartigen Bindegewebe, welches ich beim Wirbel älterer Thiere beschrieb, und das auch hier ins Innere der Knochen von aussen hineingewuchert ist.

Schädel.

Als Ausgangspunkt wähle ich für die Betrachtung einen Embryo, dessen Schädellänge zwischen 4 und 5 mm betrug. Von seinem in 60facher Vergrössung hergestellten Modell liefern die auf der Taf. XXXIII vervielfältigten Zeichnungen (nach Photographien) einige Ansichten [1]).

1) Eine Serie dieser nach der Born'schen Plattenmodellirmethode, von den Beamten unseres Instituts unter meiner ununterbrochenen Kontrolle hergestellten Modelle des Primordialkraniums sowie der Knorpel- und Belagknochen des Schädels mehrerer Sphenodon-Embryonen von verschiedenem Alter wird demnächst in den Handel gebracht werden.

Occipitalregion.

Die Schädelbasis, soweit sie zur regio occipitalis sphenoidalis gehört, stellt eine knorpelige Platte, die Basalplatte, dar, welche in der Medianlinie (durch die Chorda) aber noch zum grössten Theil in zwei seitliche Hälften, die Parachordalia, getrennt ist, die fast nur durch Bindegewebe und allein in der am meisten kaudal gelegenen Partie — dem späteren Kondylus — durch Knorpel zusammenhängen. Eine Sonderung in transversaler Richtung, durch welche die Basalplatten bezüglich die Parachordalia etwa in eine rostrale (sphenoidale) und eine kaudale (occipitale) Partie zerfielen, ist zwar nicht erkennbar, wahrscheinlich aber vorhanden gewesen, sodass die Basalplatte demnach aus vier Stücken bestanden hätte.

An der kaudalen Occipitalregion fallen vor Allem zwei laterale Fortsätze (2)[1]), die späteren Pleuroccipitalia (Siebenrock), ins Auge, welche die Gestalt von etwas schiefen Dreiecken haben, die mit ihrer Basis — gekennzeichnet durch die Durchtrittsstelle der drei Hypoglossuswurzeln (42) — dem übrigen Theil der Occipitalpartie — dem späteren Occipitale basilare (1) — aufsitzen. Von hier aus richten sie sich dorsalwärts auf und streben nach der Labyrinth-Region, an die sie sich zwar anlehnen, von welcher sie aber vorläufig vollkommen getrennt bleiben. Dass sich die Pleuroccipitalia aus drei (resp. vier) einzelnen Knorpelstücken anlegen, habe ich nicht mehr sehen können, doch scheinen von den Nervenlöchern (an der Innenseite des Schädels) nach der Spitze des Dreiecks hin verlaufende, seichte Furchen eine derartige Entstehungsweise anzudeuten.

Der vordere Theil der sphenoidalen Partie biegt sich fast rechtwinkelig dorsalwärts, und unmittelbar nach einer grösseren Lücke (55), welche sich zwischen der rechten und linken Hälfte dieses Abschnittes der Basalplatte — dem späteren Basisphenoid — befindet, endet er in einer queren Knorpelspange (61), welche demnach den rostralen Abschluss der gesammten Basalplatte bildet; gleichzeitig dient dieselbe als kaudale Begrenzung des Hypophysisfensters (53).

Seitlich an die Spange setzen sich die (unteren) Trabekel =

2) Die eingeklammerten Ziffern beziehen sich auf die bei Tafel XXXIII angewendeten Bezeichnungen.

Rathke'sche Schädelbalken (11) an, welche sich übrigens später an der Bildung des definitiven Basisphenoids durchaus nicht betheiligen), und zwar ist diese Stelle noch dadurch ausgezeichnet, dass sich hier zwei zapfenartige, in dieser Zeit oft auch wie Haken nach der Seite gebogene Fortsätze der Basalplatte vorfinden, die Pterigoidfortsätze des Basisphenoids (4).

Unmittelbar dorsal von ihnen erheben sich zu beiden Seiten zwei kräftige Knorpelstücke (5), welche der rostralen Partie der Labyrinthregion benachbart sind, von dieser aber durch einen breiten Spalt getrennt bleiben. Ich zähle dieselben ebenfalls zum sphenoidalen Abschnitt der Occipitalregion und bezeichne sie als Alisphenoidea.

Die gesammte Basalplatte wird durchzogen von der Chorda, welche erst unmittelbar vor der vorderen Seite der vorher erwähnten Spange (61) endet. Sie ist im kaudalen Theil am kräftigsten entwickelt und wird weiter rostral immer schwächer, wobei sie gleichzeitig einen etwas geschlängelten Verlauf nimmt, gleichsam als wäre sie von vorne nach hinten zusammen gestaucht. Sie zeigt sonst in ihrem Verhalten noch grosse Aehnlichkeit mit ihrer vertebralen Partie; auch hier besitzt sie die kutikulare Scheide, und an einzelnen Stellen — dort wo die grossen Lücken in der Basalplatte sich befinden — bemerkt man um sie herum auch noch die charakteristischen Perichordalzellen „der sekundären Chordascheide" entsprechend den „primären Wirbeln" der Wirbelsäule, wenn auch in viel geringerer Ausbildung wie dort. Sehr beachtenswerth ist es aber auch, dass sie zwischen den beiden Theilen der Basalplatte, den Parachordalien, ebenso gelagert ist und von diesen ebenso umwachsen wird, wie es bei den Wirbeln der Fall ist. Wie dort die Bogenbasen allmählich um den primären Wirbel herumwachsen und mit diesem zusammen den sekundären Wirbel bilden, so geschieht es auch hier in ähnlicher Weise. Die Parachordalknorpel schliessen sich ebenfalls zunächst ventral von der Chorda und ihrer Scheide, während diese dorsal nur vom Bindegewebe bedeckt ist. (Allein in der Gegend des Condylus der occipitalen Region der Basalplatte ist die Chorda allseitig von Knorpel umgeben.) Dadurch wird die Aehnlichkeit der Occipitalregion mit (verschmolzenen) Wirbelanlagen noch bedeutender,

wie sie es an und für sich durch die äusserliche, allerdings überaus grosse Aehnlichkeit der Pleuroccipitalia mit Wirbelbogen schon ist.

Gegenbauer nimmt an, dass wir in der Hinterhauptspartie des Schädels jedenfalls nur Theile zu sehen hätten, welche den oberen Bogen der Wirbelanlagen allein entsprächen. Ich aber bin sogar der Ansicht, dass wir sie hier nicht allein mit den oberen Bogen, sondern auch mit den Wirbelkörpern vergleichen können. Stellen wir uns einen knorpeligen Wirbel, dessen Neuralbogen in der dorsalen Medianlinie getrennt ist, gleichsam auseinandergepresst vor, so dass der Wirbelkörper stark komprimirt wird, so würden wir an ihm dieselben Verhältnisse haben, wie sie hier am Occipitaltheil des Schädels vorliegen. Die median von den Hypoglossuslöchern befindlichen Partien sind den Bogenbasen gleich, und von diesen wiederum stellen die der Chorda am meisten benachbarten und sie ventral umwachsenden Theile den (sekundären) Wirbelkörper dar; die lateral-dorsal vom Nerv. XII liegenden Knorpel sind dem Neuralbogen homolog.

Zeigt die Sphenoidalregion auch diese Verhältnisse nicht mehr in so grosser Klarheit, so verleugnet sie dieselben aber auch doch nicht derartig, dass man sie als „pseudovertebrale“ Partie in scharfen Gegensatz zur „spinalen“ der Occipitalgegend bringen dürfte.

Die Labyrinthregion

besteht aus der steil dorsal aufstrebenden Ohrkapsel; die knorpelige Umhüllung des vorderen (oberen) halbzirkelförmigen Kanals springt an ihr rostral in einem starken Fortsatz weit vor, aber auch der hintere und äussere (laterale) promeniren an der Seitenfläche der Kapsel wulstförmig. Die äussere Wand der Gehörregion besteht aus einer einheitlichen, ziemlich festen Knorpelmasse, abgesehen vom Foramen des Facialis (45) und dem Foramen ovale, das durch die Stapesplatte (24) bedeckt ist, die innere dagegen ist dünn und noch nicht vollständig ausgebildet. Eine Längsspalte namentlich ist in ihr vorhanden, welche von der ventralen und rostralen Ecke — unmittelbar hinter dem Austritt des Facialis (45) — nach der dorsalen und kaudalen zieht, und in derdie Foramina für das vordere und hintere

Acusticusganglion (44), sowie — dorsal-kaudal davon — die Oeffnung für den Austritt des Ductus endolymphaticus vorläufig durch Knorpel noch nicht von einander getrennt sich befinden; der übrige Theil derselben ist mit Bindegewebe bedeckt, durch welches also das Labyrinth nach der Schädelhöhle zu abgeschlossen wird.

Die Gehörkapsel ist sonst vollkommen frei, auch der dorsal-kaudale Theil des Alisphenoids ist jetzt noch nicht mit ihr verbunden; nur an der rostral-ventralen Seite hängt sie mit anderen Skeletttheilen zusammen und zwar überwiegend mit der sphenoidalen Partie der Basalplatte und nur in geringem Maasse mit der occipitalen. Von letzterer bleibt sie im Uebrigen vollständig getrennt durch einen langen Spalt (51), durch welchen eine Vene (am meisten rostral) und dann die Nervi IX—XI durchtreten. An dem rostral-dorsalen Ende desselben befindet sich ausserdem auch das Foramen perilymphaticum (52) (auf die Verhältnisse an dieser Stelle — dem Foramen jugulare — wird später noch näher eingegangen werden). Dass die kaudal-dorsale Partie des Occipitale (des späteren Pleuroccipitale) in dieser Zeit von der Labyrinthregion noch getrennt ist, wurde oben schon bemerkt.

Die ganze Knorpelverbindung zwischen der Gehörkapsel und der Basalplatte ist übrigens so dünn, dass der Gedanke nahe liegt, die Vereinigung dieser Theile habe erst kürzlich stattgefunden, und die Kapsel für das Gehörorgan sei demnach anfangs eine völlig isolirte Skelettbildung.

Schliesslich habe ich noch auf ein kleines Höckerchen (7) an der lateralen Seite in der Nähe des Stapes — der äussere Bogengang verläuft unterhalb desselben — aufmerksam zu machen; es ist der Processus paroticus, das spätere Opisthoticum (Osawa).

Orbitalregion.

Ihr basaler Theil wird gebildet durch die unteren Schädel-Trabekel (11), welche sich kaudal mit der Basalplatte, dort wo sich die Pterigoidfortsätze des sphenoidalen Theils derselben erheben, verbinden. Mit ihren caudalen Enden umfassen sie die Fenestra hypophyseos (93), an dessen vorderen Ecke sie sich zwar dicht aneinanderlegen aber noch lange nicht mit einander verschmelzen, sodass sie — weiter wie es äusserlich

kenntlich ist — als zwei besondere Elemente eine grosse Strecke nach vorne ziehen und erst in der Nasenregion wirklich zu einem Knorpelstab werden. Bei ihrem Verlauf biegen sie sich von der Basalplatte an erst im stumpfen Winkel zu derselben ventralwärts (an der Begrenzung des Hypophysenfensters), dann verlaufen sie in einer Richtung, welche zu der vorigen fast im rechten Winkel steht, weiter nach vorne und endlich schlagen sie im Bereich der Nasenkapsel wieder einen ventralen Weg ein. Alle diese Krümmungen der Trabekeln verschwinden in späteren Stadien fast völlig.

Dorsal von den Trabekeln legt sich auf diesen das Septum interorbitale an, welches in dieser Zeit aber noch nicht mit ihnen verschmolzen ist, sondern von denselben theils durch eine wirkliche Spalte (60), theils doch so getrennt ist, dass man diese beiden Elemente trotz ihrer scheinbaren Verbindung doch immer gut von einander unterscheiden kann. Erst dort, wo das Septum interorbitale in das Septum nasale übergeht, verschmilzt der Trabekelstab mit dem Septum und von hier aus schreitet die Vereinigung in älteren Stadien auch weiter kaudalwärts fort. Rostral ist das knorpelige Septum sehr hoch, kandal läuft es in eine niedrige Spitze aus.

Dorsal von dem Septum setzen sich die Schädeltheile an, welche zur Aufnahme des Gehirns dienen, also die rostrale Fortsetzung der Schädelkapsel. Am meisten kaudal findet sich jederseits eine Knorpelspange (8), ich will sie Orbitosphenoid nennen, welche hinten an das Alisphenoid stösst und ventral theils auf dem die Hypophysis einfassenden Trabekelarm, theils auch noch rostral davon auf dem bereits äusserlich verschmolzenen Trabekeltheil sitzt, hier allerdings nicht direct auf diesem, sondern erst auf dem kaudalen Ausläufer des Interorbitalseptums. In dem Winkel, welchen der Orbitosphenoid-Knorpel mit dem Interorbitalseptum bildet, tritt der N. opticus (49) zu Tage. In späteren Stadien wird die zuerst genannte Verbindung des Orbitosphenoids mit den Trabekelarmen wieder aufgehoben; es sitzt dann nur oberhalb des hintersten Endes des unpaaren Theiles der Trabekel.

Der rostral dann folgende Theil der Gehirnwände ist zum grössten Theil häutig und nur wenige dünne Knorpelspangen, die aber immer gesetzmässig auftreten, stützen denselben. Zu-

nächst zieht von der Spitze des Orbitosphenoids als dessen directe Fortsetzung ein Knorpelstab dorsal und vereinigt sich etwas kaudal abbiegend mit dem dahinterliegenden Alisphenoid. Dadurch wird ein Fenster (48) gebildet, in welchem der N. Trochlearis und in älteren Stadien auch der N. Oculomotorius den Schädel verlässt.

Ausser diesem Fenster sind noch zwei grössere vorhanden; das eine, an dessen ventralen Ecke der N. Opticus heraustritt, wird durch einen dünnen Knorpel (62) gebildet, welcher quer zu dem vorher genannten Orbito-Alisphenoidknorpel rostral verläuft und sich dann mit den kaudalen Enden der von da ab völlig soliden Seitenwand des vorderen Theils der Gehirnkapsel („Canalis olfactorius") — nicht etwa mit dem Septum — verbindet. Dorsal davon ist noch ein drittes, das grösste Fenster vorhanden, gebildet durch den eben beschriebenen Knorpel, den rostralen Theil des Alisphenoids, den kaudal-ventralen Enden der vorderen halbrinnenartigen Gehirnpartie und den sog. „oberen Trabekeln" (65), welche weiter nichts sind als der Rest der ehemals vielleicht continuirlichen Seitenwand des Gehirns und die eine Brücke schlagen von dem Alisphenoid zu den dorsalen Rändern des „Canalis olfactorius".

Wie man sieht, vollzieht sich die gesammte Fensterbildung bei Sphenodon einzig und allein in den seitlichen Wandungen der Hirnkapsel selbst und nicht etwa in dem Septum interorbitale, wie es bei anderen Reptilien nach den Schilderungen von Gaupp, Peter u. a. der Fall zu sein scheint. Im Septum ist in diesem Stadium noch keine Lücke vorhanden, wie denn überhaupt bei Sphenodon die Reduktion des Chondrocranimus offenbar noch nicht so grosse Fortschritte gemacht hat.

Sehr beachtenswerth ist es, dass die knorpeligen Gehirnwandungen der ganzen Orbitalregion, also sowohl die Orbitosphenoidea als auch die rostral von den Fenstern bis zum Eintritt des Olfactorius in die Nasenhöhle befindlichen, in dieser Zeit ebenfalls nicht mit dem Septum verschmolzen sind. Jede der Seitenwandungen des Gehirns legt sich dem dorsalen Theil des Septums nur seitlich oberflächlich an. Später allerdings verschmelzen auch diese Knorpelpartien mit einander; im jetzigen Stadium aber haben wir noch

drei getrennte Theile in dieser Gegend: Untere Trabekel, Septum und Gehirnwandungen. (Vergleiche damit auch die Angaben von Gaupp, dass von einem Auswachsen seitens der Trabekel zur Bildung irgend welcher Theile des Schädels (beim Froschcranium) nicht gesprochen werden könne.)

In der Deutung des Septums stimme ich mit Gaupp überein und sehe mit ihm darin Schädeltheile, welche bei anderen Formen mit durchweg gleich weiter Schädelhöhle zum Aufbau des Bodens oder etwa noch der unteren Abschnitte der Seitenwandungen Verwendung finden. Um so bemerkenswerther ist es, dass sich diese Boden- und Seitentheile der Schädelkapsel getrennt von einander anlegen und erst später verschmelzen. Hier in der Orbitalregion habe ich das direct beobachtet, in der Occipitalregion (Basioccipitale, Basisphenoid einerseits, Pleuroccipitalia, Alisphenoidea andererseits) vermuthe ich es, und ebenso auch bei der Gehörkapsel, deren isolirte Anlage allerdings nicht mit den eben genannten Verhältnissen auf eine Stufe zu stellen wäre.

Es ist interessant, dass Levi (76) neuerdings auch beim Menschen die vom Keilbeinkörper getrennte Anlage der orbitalen und temporalen Flügel nachgewiesen hat; im übrigen pflichte ich diesem Autor ebenfalls bei, wenn er den Kölliker'schen Satz, dass das Chondrocranium wie aus einem Gusse entstanden sei, jetzt nicht mehr für richtig erklärt.

Die unteren Schädel-Trabekel (die Rathke'schen Schädelbalken) charakterisiren sich (was jedenfalls der v. Kupffer'schen Auffassung derselben als praeorale Visceralbogen nicht widerspricht) durch ihre getrennte Anlage und ihr spätes Verschmelzen als Theile, welche ursprünglich mit der Schädelkapsel wahrscheinlich gar nichts zu thun gehabt haben und erst sekundär mit ihr in Beziehung traten.

Ethmoidalregion.

Dieselbe steht mit der Orbitalregion in directem knorpeligen Zusammenhang, indem das Septum interorbitale continuirlich in das Septum nasale übergeht.

Die Nasenkapsel ist noch ziemlich einfach gebaut. Das Dach derselben besitzt eine sehr grosse Oeffnung (58); etwas

seitlich und oberhalb derselben befindet sich eine andere kleine Lücke (58a), durch welche der N. lateralis narium hindurchtritt. Von einer directen Hinterwand (17) (Pars plana, Parker, Gaupp) kann man kaum sprechen, da dieselbe, wenigstens in diesem Stadium, nicht senkrecht zum Septum nasale steht, sondern sich gleichsam der Form der Augenhöhle anpasst und leicht concav gewölbt sich von hinten und innen nach vorne und aussen erstreckt. Hierdurch wird es auch bedingt, dass ein eigentlicher Seitentheil der Kapsel sehr wenig umfangreich ist. In ihr befindet sich vorne die Lücke, durch welche man von der äusseren Nasenöffnung in die Vorhöhle hineingelangt.

An der ventralen und lateralen Ecke der Hinterwand der Nasenkapsel geht der hier noch ziemlich kurze, später ausserordentlich lange Processus maxillaris posterior (20) ab, der die Richtung zwischen Oberkiefer und Gaumenbein kaudalwärts einschlägt; weiter unten komme ich nochmals auf ihn zurück. An der Unterseite sind zunächst die dünnen, parallel mit dem Septum nasale verlaufenden Paraseptalknorpel (18) zu erwähnen, welche kaudal in die Hinterwand der Kapsel übergehen; an dieser Stelle bilden sie einen kleinen Fortsatz (19), der sich in älteren Stadien noch mehr vergrössert, dann dem Septum nahe anliegt und sich auf ihm bei der federnden Beschaffenheit aller Nasenknorpel hin und herschiebt. Im übrigen ist eine knorpelige untere Wand der Nasenkapsel in diesem Stadium noch so gut wie gar nicht ausgebildet. Das Jacobson'sche Organ ist bereits vorhanden, wird aber nur erst ventral durch die vordere Partie der Parabasalknorpel gestützt, während dorsal von ihm der „Jacobson'sche Knorpel" noch so gut wie gar nicht entwickelt ist. In etwas besserer Ausbildung dagegen ist lateral davon der erste Anfang des Processus paramaxillaris schon sichtbar (19a). Den Beginn einer Muschelbildung deutet an der Innenseite der hinteren und seitlichen Kapselwand eine noch ganz niedrige Knorpelleiste eben erst an.

Von einem Schädeldach ist noch keine Spur vorhanden; die oberen Seitentheile des Schädels stehen noch äusserst weit von einander entfernt.

Splanchnocranium.

Das Verhalten des Quadratums und der sich damit verbindenden Skeletttheile ist ein äusserst interessantes, da sich an demselben noch sehr primitive Verhältnisse documentiren. Der Theil des Knorpels dieser Partie, welcher dem künftigen Quadratum (12) entspricht, zeigt schon im Grossen und Ganzen die Form, welche später das knöcherne Quadratum der Erwachsenen besitzt. An seinem rostralen Ende erhebt sich, fest mit ihm verbunden, ein langer, dorsal und kaudal strebender Knorpelfortsatz, die Columella (13) = Antipterygoid Gaupp, welcher sich in den Raum hinein erstreckt, der sich zwischen der Orbitalregion und dem Alisphenoid befindet. An ihr dorsales Ende setzt sich ein Bindegewebsstrang an, der die Richtung des Knorpels beibehält und an der dorsalen Wand der Gehörkapsel über das Gehirn hinweg weiterzieht, sodass er sich fast mit einem ebensolchen der anderen Seite berührt.

Gaupp, dem wir nicht nur die trefflichen Untersuchungen über Anurenschädel, sondern auch die ersten wirklich genauen Mittheilungen zur Entwicklungsgeschichte des Eidechsenschädels verdanken, und welchem auch ich bei der Bezeichnung der Schädeltheile vielfach gefolgt bin, wies bereits vor einigen Jahren nach, dass die Columella der kionocranen Saurier dem Processus ascendens des Amphibienquadratums entspräche. Durch den Befund bei Sphenodon findet diese Behauptung nicht nur eine schöne Bestätigung, sondern es wird dadurch auch wahrscheinlich die Homologie des Antipterygoids (Gaupp) mit dem knorpeligen Epipterygoid (Parker) der Chelonier klargestellt.

Ferner steht mit dem Quadratum aber noch ein langer Processus pterygoideus (Chondropterygoid) (14) in Verbindung, welcher zunächst parallel und lateral vom knöchernen Pterygoid verläuft, darauf fast rechtwinklig abbiegt und seinen Weg gegen das jetzt noch kleine Os transversum hin nimmt (15), dann wiederum im rechten Winkel sich nach vorne in der Richtung gegen den Processus maxillaris posterior der Nasenkapsel wendet und so auf das Palatinum gelangt (16).

Zungenbein.

Dasselbe besteht zunächst aus einem Körper (Copula, Basihyale), der die Gestalt eines langgezogenen Dreiecks besitzt,

welches nach hinten in zwei lange, nicht von ihm abgegliederte Fortsätze ausläuft. Die äusserste (rostrale) Spitze des Körpers besteht nicht selten aus mehreren, kleinen von einander getrennten Knorpelstückchen.

Die wirklichen Zungenbögen sind beide vom Körper getrennt. Der innere (zweite) endet unmittelbar hinter dem Unterkieferwinkel, der äussere (erste) setzt sich rechtwinkelig an den Körper an, geht dann eine kleine Strecke völlig lateralwärts und biegt darauf wieder im rechten Winkel kaudal ab. (An dieser Stelle ist anfangs ebenfalls eine Trennung im Knorpel vorhanden, die erst später verschwindet.) Weiter nach hinten biegt er auch um den Unterkieferwinkel herum und geht kontinuirlich in den das Foramen ovale des Labyrinths bedeckenden Stapes über. Diese Verhältnisse werden weiter unten beim Gehörorgan näher erörtert werden.

Fast das ganze Zungenbein bleibt selbst bei alten Individuen völlig knorpelig (ein Gegensatz zu Osawa's Angaben); allein der zweite Bogen verknöchert später, während der übrige Zungenbeinknorpel nur verkalkt. Dabei tritt dann wieder die zweite Abgliederungsstelle des ersten Bogens (dort, wo er, wie eben erwähnt, rechtwinkelig kaudalwärts abbiegt) zu Tage, denn nur bis zu ihr erstreckt sich die Verkalkung; der kurze transversale Theil bis zum Körper bleibt frei davon, und bei ganz alten Thieren verschwindet dort der Knorpel sogar wieder, indem an seiner Stelle nur ein sehnenartiger Strang übrig bleibt.

Deckknochen.

Auch in embryonaler Zeit finde ich nur dieselbe Anzahl, wie sie schon durch die Untersuchungen von Günther, Baur, Siebenrock, Osawa etc. bekannt war.

An der lateralen Seite ist zunächst ein rhombischer Knochen vorhanden, der sich dem rostral-dorsalen Theil des Quadratums auflegt, und dessen vier Ecken in lange Bindegewebszüge übergehen. Es ist das Squamosum (28), wie ich es nach der alten Terminologie noch nennen will, weil ich trotz der bedeutsamen darauf bezüglichen Arbeiten von Gaupp die „Paraquadratum-Frage“ noch nicht für spruchreif halte. Der ventralen Ecke dieses Knochens gegenüber auf dem ventralen und kaudalen Theil des Quadratums hat sich das Quadratojugulare

Baur (= Tympanicum Osawa = Quadratomaxillare Gaupp) angelegt. Das Postfrontale (30), Postorbitale Gaupp (31) (= Jugale superius Osawa) und das Jugale (32) (=Jugale inferius Osawa) bilden in dieser Zeit noch eine Reihe dünner, ganz dicht aneinanderliegender Knochenstäbe, welche das Auge von hinten her einfassen. Rostralwärts schliesst sich unten diesem Bogen das Maxillare superius (33) an, dem ganz vorne das Praemaxillare (34) folgt. Das letztere ist in dieser Zeit noch ein dünner, kleiner Knochenstab, welcher der Nasenkapsel aufliegt, aber dorsal noch keinen Ausläufer auf das Nasendach abgeschickt hat. Median vom Oberkiefer finden wir einen ganz kleinen Knochen das Transversum Osawa (= Ectopterygoid Günther), welcher noch eine von der späteren Gestalt völlig abweichende Form zeigt, da von ihm bemerkenswerther Weise erst der am meisten lateral gelegene, dem Oberkiefer zugewendete Theil verknöchert ist, von dem aus seine Weiterentwickelung median-, und kaudalwärts erfolgen wird. Am vorderen Augenrande ist das Praefontale (35), zum grossen Theil der Nasenkapsel aufliegend, bereits recht kräftig entwickelt; bald wird es von seinem ventralen Ende einen hakenförmigen, kaudalen Fortsatz abgeben, der sich dem Oberkiefer allmählich anfügt. Das Frontale (36) ist eben aufgetreten, dagegen fehlen die knöchernen Nasalia und Parietalia noch ganz.

An der Unterseite finden wir zunächst das Pterygoid (39), welches sich in der Gestalt eines langen graden Knochenstabes dem Quadratum und seinem Chondropterygoidfortsatz median anlegt. Nach vorne folgen dann die breiten Palatina (40) und dem Parabasalknorpel der Nasenkapsel aufliegend die noch sehr kleinen Vomer (41). Das Parasphenoid und das Septomaxillare (Parker, Gaupp) sind noch nicht vorhanden.

Die Entwicklung aller dieser Deckknochen vollzieht sich auf dieselbe Weise wie die der übrigen Hautknochen — Clavicula, Episternum und Bauchrippen. An allen jenen Stellen des Bindegewebes der Cutis, an denen ein Knochen auftreten wird, sieht man kurz vor dessen Erscheinen eine dichtere Anhäufung von Kernen, die sich sowohl durch etwas bedeutendere Grösse als auch dadurch von ihrer Umgebung unterscheiden, dass

sich um sie herum etwas mehr Protoplasma angehäuft hat. Die am meisten central gelegenen Zellen eines solchen Komplexes zeichnen sich durch den grössten Protoplasmareichthum um ihre Kerne aus, und bald bemerkt man zwischen ihnen eine, offenbar durch sie selbst — die „Skleroblasten" — ausgeschiedene Intercellularmasse, die erste Knochensubstanz, welche allerdings anfangs nur ganz schwach die charakteristische Knochenfärbung annimmt, indem es den Anschein hat, als wäre sie noch nicht so stark different vom Protoplasma, wie es später der Fall ist. Da diese Abscheidung zunächst noch nicht an der gesammten Oberfläche der Zellen (Skleroblasten) erfolgt, sondern nur an einem Theil derselben, so sind einerseits die Zellen noch nicht ganz von Knochenmasse umgeben, sondern stecken nur zum Theil darin, andererseits ist auch diese zuerst ausgeschiedene Knochensubstanz eigentlich noch zellenlos. Mit der grösseren Produktion von Knochenmasse gelangen die „Skleroblasten" aber sehr bald in das Innere derselben hinein, indem sie umwachsen werden, und sind damit zu richtigen Knochenzellen geworden.

Dieser ganze Vorgang hat eine unverkennbare Aehnlichkeit mit dem Erscheinen des ersten Knorpels im embryonalen Bindegewebe bei Sphenodon (z. B. im Coracoid). Auch hier erhalten die indifferenten Zellen etwas grössere Kerne und umgeben sich dann mit einem grösseren Protoplasmahof, auch hier bildet sich die Intercellularsubstanz aus, die allmählich bedeutender wird und schliesslich die ganze Zelle in eine Knorpelkapsel einschliesst, wobei ich es dahin gestellt sein lassen möchte, ob dieselbe nur aus primärer „Kittsubstanz" oder auch von „älterer von der Zelle abgelagerter Grundsubstanz" (J. Schaffer) gebildet wird. Interessant ist es jedenfalls auch, dass sich bei den ersten Anfängen des Knochengewebes ähnliche Gebilde wie die „dunklen, prochondralen Elemente", welche zuerst Born und Strasser in dem sich bildenden Knorpel nachwies, vorfinden. Im Knorpel vom Sphenodon lassen sich diese Elemente deutlich als sehr stark komprimirte Zellen mit ebenso stark zusammengepressten Kernen erkennen, und in den ersten Stadien der Knochenentwickelung kann man dieselben ebenfalls, wenn auch nicht ganz so häufig vorfinden, so z. B. an den Enden der Clavicula und den Deckknochen des Schädels. Ihr Auftreten ist jedenfalls dadurch zu erklären, dass beim Aus-

scheiden von Knorpel- resp. Knochengrundsubstanz die anfangs viel näher aneinanderliegenden Bildungszellen auseinandergedrängt werden, und dass dadurch mehr Raum beansprucht wird, wie er durch eine periphere Vergrösserung der ganzen Anlage geschaffen werden kann. Die Folge davon ist, dass eine Anzahl von Bildungszellen durch Zusammenpressung stark reducirt wird und schliesslich wohl ganz zu Grunde geht.

Später bilden sich die peripheren Zelllagen der Knochenanlagen zu deutlichem Periost um, der seinerseits dann zur Vergrösserung des Knochens beiträgt.

Sehr frühzeitig beginnt in den Schädeldeckknochen die Markbildung durch einwuchernde Gefässe, und man kann daher — z. B. am Palatinum — gleichzeitig sehen, wie der Knochen an der einen Stelle resorbirt und zur Markbildung verbraucht wird, während er von aussen durch das Periost Zuwachs erhält, und wie er noch an einer anderen Stelle durch fortgesetzte „celluläre Apposition“ ganz so wie beim ersten Beginne der Knochenbildung immer weiter in seinem Wachsthum fortschreitet.

Die Markzellen sind dieselben, wie ich sie beim verknöchernden Knorpel beschrieb; nur scheinen mir hier die fast protoplasmafreien Kerne in grösserer Anzahl vorhanden zu sein. Alle Arten von Markzellen findet man übrigens auch hier innerhalb der die Markräume durchziehenden Gefässe vor.

Die im Laufe der weiteren Entwicklung an dem vorher beschriebenen Primordialcranium sich vollziehenden Veränderungen fasse ich kurz zusammen:

Auf dem Knorpel der hinteren

Occipitalregion

— die ursprüngliche Trennung zwischen den beiderseitigen Parachordalien ist längst aufgehoben — treten zu beiden Seiten der Chorda äusserlich je zwei untere und obere Knochenlamellen auf (im Ganzen also vier), sodass das künftige Basioccipitale anfangs aus einem rechts und links von der Chorda befindlichen Stück besteht, die aber sehr bald mit einander verschmelzen. Im Uebrigen findet der Verknöcherungsverlauf hier sowie auch beim Basisphenoid in genau derselben Weise statt, wie er bei den Wirbeln beschrieben wurde. Die Knochenlamellen werden ebenso wie dort zu beiden Seiten der Chorda durchbohrt, wodurch

die Markbildung eingeleitet wird, und auch hier durchsetzen die Marklöcher, aus welchen die Markzellen ebenfalls herausquellen, den Knorpel vollständig, sodass man von unten her durch dieselben in die Schädelhöhle hineingelangen kann (wie bei den Wirbelkörpern in dem Neuralkanal). Die dorsalen Oeffnungen scheinen allerdings recht früh wieder zu verwachsen.

Die lateral und dorsal vom Hypoglossus gelegenen Occipitalpartien ossifiziren für sich allein; es werden die Pleuroccipitalia (Siebenrock). Eine den drei Nervenwurzeln etwa entsprechende gesonderte Verknöcherung habe ich bis jetzt nicht beobachten können. Diese vorläufig noch sehr ansehnlichen Skelettstücke werden später relativ klein. An älteren Schädeln sind es ziemlich unbedeutende Knochen, welche sich mit ihren dorsalen, verbreiterten Enden (siehe Fig. 5) dem Prooticum fest anlegen, um allmählich mit ihm sogar zu verschmelzen, wobei sie ihre charakteristische Gestalt einigermaassen einbüssen, indem sich ihre Basis zu verkürzen scheint unter gleichzeitiger Verbreiterung ihres übrigen Theiles in lateral-medianer Richtung. Die Hypoglossuswurzeln gelangen dabei an eine ziemlich versteckte Stelle innerhalb des Foramen jugulare.

Der vordere Theil der Basalplatte, das Basisphenoid, verknöchert ebenso wie das Basioccipitale, jedoch bleiben hier die beiden ursprünglichen Hälften noch lange Zeit von einander gesondert und verschmelzen erst recht spät.

Seit Parker nimmt man an, dass bei Lacerta etc. die Pterygoidfortsätze des Basisphenoids für sich besonders ossifiziren, und diese Angabe ist auch in die Lehrbücher übergegangen. Bei Sphenodon habe ich ein derartiges Verhalten bis jetzt nicht konstatiren können. Die Verknöcherung schreitet von den beiden Hälften des Basisphenoids allmählich in die Flügelfortsätze hinein und ergreift sie schliesslich ganz; demnach würde das Basisphenoid also nur von einem bezüglich zwei (nicht drei) Centren aus verknöchern[1]).

Bei ausgeschlüpften Thieren greift der Ossifikationsprozess vom Basisphenoid auch auf den ventralen Theil des seinem

1) Nachträglich bemerke ich noch, dass sich zwischen den Pterygoidfortsätzen und den sich diesen seitlich fest anlegenden Pterygoidknochen ein kleiner, schmaler und länglicher, distinkter Knorpel vorfindet.

vorderen Ende aufsitzenden Alisphenoids über, und es entsteht daraus der Processus alaris des Basisphenoids (Siebenrock). Später reicht bis an diese Stelle (die ventrale Alisphenoidpartie) auch ein rostral-ventraler Knochenvorsprung des Prooticums, der Processus anterior inferior (Siebenrock), heran und drängt den knöchernen Processus alaris des Sphenoids davon allmählich etwas ab. Es hat dann im Gegensatz zu früheren Stadien den Anschein, als sässe das knorpelige Alisphenoid nunmehr unmittelbar dorsal über dem Processus anterior inferior und nicht über den Processus alaris.

Labyrinthregion.

Aus fast der gesammten bisher an der Gehörkapsel beschriebenen Knorpelmasse entsteht ein grosser Knochen (das Prooticum (Osawa). Dieses ist noch beim Ausschlüpfen der einzige Knochen dieser Region. Der kleine Fortsatz an dem seitlichen Theil der Gehörkapsel (7), der Processus paroticus, ist aber selbst zu dieser Zeit immer erst noch ein unbedeutender Knorpel, und erst lange hinterher wächst er zu dem grossen, dem Stapes immer parallel bleibenden Knorpel und Knochen des Opisthoticums (Osawa) aus. Bei den schallleitenden Organen wird auf diese Verhältnisse nochmals zurückgekommen werden. —

Bis jetzt sprach ich immer noch nicht von einem

Dach der Schädelkapsel.

In der That erscheint dasselbe erst bei ziemlich weit vorgeschrittenen Embryonen. Die hinteren und oberen Theile der Labyrinthregion (cf. Fig. 5) nähern sich dabei in der Medianlinie immer mehr und mehr und verschmelzen schliesslich in der Mitte völlig miteinander, wobei ich es unentschieden lasse, ob der dadurch entstandene erste Anfang der knorpeligen Schädeldecke nur durch das Zusammenwachsen der dorsal-kaudalen Labyrinthecken entstanden ist, oder auch dadurch, dass in der zwischen ihnen befindlichen häutigen Decke auch selbständig Knorpel auftrat.

Von hier aus wächst nun das knorpelige Schädeldach etwas kaudal, sehr weit aber rostral aus; schliesslich sehen wir es dann über einem grossen Theil der Labyrinthregion sich ausbreiten. Seine vordere Grenze befindet sich ungefähr in derselben Gegend, bis zu welcher die dorsal-kaudalen Enden des

Alisphenoids reichen (Fig. 3). Eine grosse Lücke ist vorläufig aber noch in ihm an beiden Seiten vorhanden; es ist dieselbe, in welche das dorsal-rostrale Ende des Saccus perilymphaticus hineinragt, um sogar anfangs noch etwas hindurch bis in die darüber befindliche Muskulatur zu reichen. Erst allmählich verkleinern sich diese beiden grossen Oeffnungen, bis sie schliesslich nur zu unbedeutenden, die Schädeldecke schräg durchsetzenden foramina werden, die bereits vor dem Ausschlüpfen völlig verwachsen sind.

Von dem rostralen Ende des knorpeligen Schädeldaches erstreckt sich in der Medianlinie — völlig frei — eine schmale Knorpelzunge weit nach vorne bis zum Parietalauge, welches sie umwächst, sodass sie also die knorpelige Stütze für dieses sammt dem dasselbe umgebende corneaartig ausgebildete Epithel und Bindegewebe abgiebt.

Die eben beschriebenen sind die einzigen knorpeligen Theile der Schädeldecke; man ersieht daraus einerseits, dass sie nicht bedeutend sind, andererseits, dass sie nur von der Labyrinthregion und nicht etwa auch von der Occipitalregion aus entstehen.

Der kaudale Theil des Daches verknöchert später; es ist das Supraoccipitale (Siebenrock).

Das Alisphenoid verbindet sich später durch sein kaudal-dorsales Ende mit der vom Prooticum ausgehenden Schädeldecke. Im Uebrigen bleibt es knorpelig, abgesehen von seinem äussersten ventralen Abschnitt, von dem bereits früher gehandelt wurde.

Orbitalregion.

Das Orbitosphenoid wird bei älteren Thieren schwächer, und das Fenster zwischen ihm und dem Alisphenoid (48) wird allmählich grösser, sodass die Orbito- und Alisphenoidea dann abgesehen von einigen unbedeutenden Knorpelbrücken fast völlig, auch an der Basis, voneinander getrennt sind.

Sowohl die Trabekel mit dem Septum interorbitale als auch dieses mit dem „Canalis olfactorius“ der Schädelkapsel verwachsen mit einander. Alle diese Theile sowie auch die Ethmoidalregion bleiben dauernd knorpelig.

Das Aussehen der Orbitalregion verändert sich bei alten Thieren im Vergleich mit dem, wie es früher bei einem jungen

Stadium beschrieben wurde, etwas. Zunächst verwischen sich die Krümmungen der Trabekel (in dorsoventraler Richtung) allmählich, und während ausserdem die Gestalt dieser Region in ihrer kaudal-rostralen Ausdehnung früher kurz und gedrungen erschien, ist es damit später umgekehrt der Fall. Gleichzeitig nehmen dabei auch die Theile, welche das Gehirn umschliessen, die Orbitosphenoidea (übrigens auch etwas die Alisphenoidea), sowie die Knorpelspange zwischen den Fenstern eine andere Stellung ein. Ehemals standen sie fast noch rein median zur Orbita, schliesslich aber befinden sie sich beinahe völlig kaudal zu derselben.

Im Septum interorbitale tritt bei etwas älteren Embryonen nun auch wirklich ein Fenster auf und zwar ein ziemlich grosses; an dieser Stelle war der Knorpel an und für sich schon schwach, allmählich aber verdünnt er sich dort mehr und mehr und verschwindet schliesslich völlig, oder vielmehr er geht in eine bindgewebige Membran über; (statt derselben finde ich bei ganz alten Thieren später aber oft wieder Knorpel.)

Ethmoidalregion.

An der Nasenkapsel macht die Ausbildung der Muschel grössere Fortschritte. Diese entsteht nicht dadurch, dass sich die hintere und seitliche Kapselwand einstülpt, sondern an jener erhebt sich im Innern einfach eine Knorpelleiste, die sich allmählich zu einer in das Innere der Nasenhöhle hineinragenden Wand vergrössert. Der kaudale Theil derselben, die eigentliche Muschel, entwickelt sich am stärksten und beginnt sich dabei kaudal-ventralwärts etwas einzubiegen und zu wölben, bis aus ihr beim erwachsenen Thier schliesslich eine mit ihrer Oeffnung nach unten und hinten schauende Knorpelschüssel geworden ist.

Das Jacobson'sche Organ erhält dorsal seine Kapsel durch den Jacobson'schen Knorpel, welcher sich einerseits median dem Nasenseptum äusserlich nur anlegt, um erst später mit ihm zu verschmelzen, andererseits vorne in den rostralen Anfang des Paraseptalknorpels continuirlich übergeht.

Der Processus paramaxillaris schliesst sich vorne und median ebenfalls an den Vorsprung der Paraseptalknorpel an, lateral grenzt er an die Seitenwand der Kapsel und stellt schliesslich eine umfangreiche, breite Knorpelplatte dar, an

deren medianen Seite der Ausmündungskanal des Jacobson'schen Organs und an dessen lateralen der Thränengang verläuft.

Der Processus maxillaris posterior verlängert sich ganz ausserordentlich; er erstreckt sich als dünner, runder Knorpelstab weit nach hinten zwischen Palatinum, Supramaxillare und die vordersten Enden des Postorbitale hinein und wird von diesen Knochen fast völlig umgeben.

Ein kleiner (Haut-) Knochen, das Septomaxillare (Parker, Gaupp) = Turbinale (Osawa) legt sich mit seinem medianen Ende dorsal auf die seitlichen Theile des Jacobson-schen Knorpels; von hier zieht er kaudal- und lateralwärts, ventral von der Nasen-Vorhöhle, weiter und biegt hinter derselben schliesslich wieder dorsal und sogar etwas rostralwärts um, indem er sich dabei mit seinen Enden an den dorsal von der Vorhöhle befindlichen Knorpel der Nasenkapsel anlegt. Später kommt dieser, die Vorhöhle stützende Knochen in Beziehung zu den Vomer, von dem ein kleiner dorsalwärts strebender Fortsatz sich an das rostrale und mediane Ende des Septomaxillare legt. Auch der Oberkiefer berührt ihn in seinem mittleren Verlauf von unten.

Was im Uebrigen die Nase anbelangt, so hat das Jacobson'sche Organ mit der eigentlichen Nasenhöhle gar nichts zu thun. Wie dasselbe an dem vordersten Theil der Nasenkapsel gelegen und von der Nasenhöhle durch Knorpel fast völlig geschieden ist, so mündet es auch unabhängig von dieser vor dem Beginn der Choane rostral von letzterer.

Ebenso abgesondert von der Nasenhöhle verhält sich der Thränenkanal; er kommt von hinten und seitlich und verläuft nach vorne und innen und endet ebenfalls vor der Choane etwas seitlich vom Jacobson'schen Organ, mit dessen Mündung er durch eine fast halbkreisförmige Rinne verbunden ist.

Die Vorhöhle, welche, wie ich in meiner ersten Mittheilung (109) beschrieb, bis zum Ausschlüpfen des Embryos mit einem Epithelpfropf verstopft ist, führt seitlich in die Nasenhöhle, diese selbst aber liegt ursprünglich rein vor, nicht unter dem vorderen Gehirntheil. Dieser Umstand, sowie die Art der Mündung des Jacobson'schen Organs und des Thränenganges (was übrigens ähnlich ist den Zuständen bei den Ascalaboten [nach Born]), die so weit nach vorne gerückte Lage der

Choanen etc. deutet bei Sphenodon noch auf ziemlich ursprüngliche Verhältnisse hin.

Am kaudalen Theil des

Splanchnocraniums,

der mittlerweile sich verdünnt hat, tritt eine Verknöcherung auf und ebenso an dem schlanken dorsalen Fortsatz; erst durch diese Ossificationen werden das Quadratum und die Columella gesonderte Skeletttheile, welche aber noch während langer Zeit durch eine breite Knorpelnaht mit einander zusammenhängen.

Der Pterygoid- (Chondropterygoid), Transversal- und Palatin- (Chondropalatinum) Fortsatz (14, 15, 16) verknöchert nie, bleibt aber noch sehr lange Zeit hindurch bestehen; selbst bei ganz alten Individuen kann man einen grossen Theil des Chondropterygoids noch nachweisen.

Höchst beachtenswerth ist es, dass der Palatinfortsatz sich später aber noch ganz bedeutend weiter nach vorne, als wie es bei dem vorher beschriebenen Stadium (cf. Fig. 3, 4, 5) der Fall war, in der Gestalt eines dünnen, runden Knorpelstabes auf das Palatinum hinauferstreckt. Von vorne kommt ihm der oben erwähnte lange Processus maxillaris posterior entgegen, und wenn ich es bis jetzt auch noch nicht beobachtet habe, dass sich diese beiden Fortsätze wirklich durch Knorpel mit einander verbinden, so kommen sie sich jedenfalls so nahe, wie es bis jetzt bei keinem Reptil gesehen wurde. Es wird daher bei Sphenodon fast der Zustand erreicht, wie er beim Frosch und unter den Urodelen-Amphibien bei Ranodon etc. vorkommt. Von den (Haut-) Knochenbogen des Mundhöhlenskeletts (O. Hertwig!) liegen Pterygoid und Palatinum also noch durchaus Theilen des Splanchnocraniums auf, während der Vomer mit den kaudal-ventralen Partien der Ethmoidalregion in Beziehung getreten ist.

Schliesslich zähle ich noch die

Knorpelknochen

des erwachsenen Schädels auf. 1. Basioccipitale, 2. Pleurooccipitale, 3. Supraoccipitale, 4. Basisphenoid, 5. Prooticum, 6. Opisthoti-

cum, 7. Quadratum, 8. Columella (Antipterygoid, Gaupp), 9. Stapes (und ein grosser Theil des zweiten Zungenbeinbogens).

Von den weiteren Schicksalen der

Deckknochen

wäre noch Folgendes zu berichten:

Das Pterygoid wächst einerseits weiter nach vorne und legt sich der medianen Seite des Palatinums an, mit diesem die breite Gaumenplatte bildend; andererseits aber verlängert es sich auch nach hinten zu und verwächst dort mit dem inneren Theil des kaudal-dorsalen Quadratknorpelknochens derartig, dass die Vereinigung mit diesem bald eine untrennbare wird. Die Unbeweglichkeit des Quadratums ist in späteren Stadien zum grössten Theil auf diesen Umstand zurückzuführen.

Eine ähnliche innige Verschmelzung findet bei dem vorne in eine Spitze auslaufenden, hinten breiten Knochen des Parasphenoids statt, welcher auf dem vordersten Theil des Basisphenoids sich paarig anlegt, später, unpaar geworden, nach vorne weiter wächst, das Hypophysisfenster ventral deckt und kaudal davon über ein beträchtliches Stück des Basisphenoids bis zu den „Tubercula sphenooccipitalia“ (Siebenrock) sich hin erstreckt und mit diesem sich fest vereinigt.

Das ursprünglich sehr kleine Transversum vergrössert sich median und kaudalwärts und folgt dabei dem transversalen Theil des Chondropterygoidfortsatzes (15), sich diesem kaudal fest auflegend; es hat also bei Sphenodon ebenfalls noch Beziehungen zum Knorpelskelett bewahrt. Darauf biegt es wieder ab und wendet sich kaudal und ventral, in diesem Theil seines Verlaufs sich einem seitlichen Fortsatz des knöchernen Pterygoids anfügend.

Das Squamosum schickt einen Fortsatz dorsal nach dem bald zu erwähnenden Parietale, einen rostral zum Postorbitale, einen ventral zum Quadratojugale und einen vierten kaudal (und etwas ventral) bis zu dem kleinen Processus paroticus. Es ist sehr merkwürdig, dass dieser letzte Fortsatz, welcher später so gut wie gar nicht vorhanden ist, während des Embryonallebens eine ganz bedeutende Grösse erreicht.

Dadurch, dass das Quadratojugale sich mit einem Ausläufer des Jugale verbindet, andererseits auch das Postorbitale mit dem Jugale und dem Postfrontale sich vereinigt, ist die Spangenbildung beendet (nachdem auch das Parietale erschienen ist), und somit sind die beiden seitlichen Schläfengruben nunmehr vollständig.

Am spätesten bilden sich die knöchernen Theile des Schädeldaches aus. Die Nasalia treten ziemlich spät an den Rändern der Nasenkapsel auf und bedecken schliesslich als zwei breite Knochen den oberen, die grossen Lücken enthaltenden Theil derselben. Die Frontalia waren bereits in dem zuerst geschilderten Stadium vorhanden; es ist beachtenswerth, dass auch sie wie die übrigen Deckknochen des Schädeldaches sich zunächst (wenigstens soweit sie schon knöchern und nicht mehr bindegewebig sind) auf den dorsalen Rändern des Chondrocraniums anlegen und nicht etwa in dem dazwischen befindlichen häutigen Theil.

Sehr merkwürdig sind die Parietalia. Von ihnen legt sich zuerst eine Knochenspange auf dem dorsalen Rande des Alisphenoids an (37); dieselbe wächst dann fast senkrecht zu der vorigen Richtung dem vorderen Rande des knorpeligen Schädeldaches entlang und sendet ausserdem einen starken Fortsatz dem dorsalen Ende des Squamosums entgegen. In diesem Stadium sieht das Parietale also fast wie ein dreistrahliger Knochen aus. Darauf geht in der Medianlinie von jenem, dem Schädeldach aufliegenden, Balken noch ein weiterer Fortsatz nach vorne, den seitlichen Rändern der zu dem Parietalauge ziehenden Knorpelzunge sich anschmiegend. Der zwischen diesen Knorpelbalken (welche also dem oberen Ende des Alisphenoids, dem vorderen Ende des knorpeligen Schädeldaches und dem seitlichen Rande der von diesem nach vorne verlaufenden Knorpelzunge aufliegen, von denen der zuletzt genannte der bei weitem schwächste ist) befindliche Theil verknöchert aber schliesslich ebenfalls vollständig, und somit haben wir dann einen ganz auffallend breiten und lamellenartig dünnen Parietalknochen vor uns, der mit einem Nasale oder Frontale Aehnlichkeit besitzt, aber noch viel breiter ist wie dieser. Die Parietalia bedecken das rostral vom Supraoccipitale befindliche Schädeldach bis zu den Enden der Frontalia vollständig, und durch sie erhält der embryonale Sphenodon-

schädel ein von dem adulten völlig abweichendes und auffallendes Ansehen; im Gegensatz zu diesem erscheint er breit und niedrig. Noch nach dem Ausschlüpfen besitzt er diese Gestalt, weil die Parietalia ihr schuppenförmiges Aussehen noch immer beibehalten.

Wann darin eine Aenderung eintritt, weiss ich nicht zu sagen, da mir die Zwischenstadien fehlen. Ein 23 cm langes Individuum hat jedenfalls bereits die Schädelform der Erwachsenen. Man wird sich wahrscheinlich das Entstehen der so charakteristischen schmalen Spangen der späteren Parietalia derart zu erklären haben, dass die beiderseitigen, in der Mitte zusammen stossenden Knochen sich an der Medianlinie aufrichteten und dabei allmählich ihre früher dem Gehirn zugekehrten Flächen dicht zusammenlegten, sodass sie fest mit einander verschmolzen.

Zähne.

Osawa sah an den Zähnen der adulten Thiere nie Schmelz; auch ich habe gefunden, dass dasselbe selbst während der Entwickelung, wenn überhaupt, so doch jedenfalls nur in ganz verschwindend geringem Masse angelegt wird, obgleich das äussere und innere Schmelzepithel in vortrefflicher Ausbildung vorhanden ist.

Die wie gewöhnlich in einer Zahnleiste angelegten Zähne verschmelzen später mit den Knochen (Prämaxillare, Maxillare superius et inferius, Palatinum, Vomer), auf welchen sie sich gebildet haben, vollständig, indem das Zahnbein unmittelbar in die Knochensubstanz übergeht, wobei ehemalige Odontoblasten zu Osteoblasten werden können, ein Zeichen dafür, dass der Dentinkeim der Pulpahöhle gleich zu setzen ist der bindegewebigen „Anlage“, aus welcher die Deckknochen entstehen. In die Lippenfurchen, welche die ganze Zahnreihe seitlich begleiten, münden zahlreiche Drüsen hinein. (Man hüte sich übrigens, die erste Anlage derselben mit „Ersatzzahnleisten“ zu verwechseln!)

Der grosse Hauer im Zwischenkiefer besteht aus drei verschiedenen Zähnen, von denen der äusserste (im Gegensatz zu einer Angabe Baur's über die Bezahnung einer jungen Hatterie) der grösste ist und wie ein Eckzahn aussieht, während der am meisten nach innen befindliche am spätesten angelegt wird und auch am kleinsten ist; dieser letzte verschmilzt

am frühesten; anfangs ist er noch als eine kleine Spitze an der Basis seines Nachbarzahnes, mit dem er eine untrennbare Verbindung eingeht, zu bemerken, später verschwindet er völlig, und endlich vereinigen sich dann noch die beiden übrigen Zähne.

An der Unterkieferspitze finden sich dieselben Verhältnisse. Auch hier sind drei Zähne vorhanden, von denen auch der äusserste gross und eckzahnartig ist; sie bleiben aber längere Zeit wie im Oberkiefer von einander getrennt und verschmelzen nur im Alter.

Eine Vermehrung der Zahl der Zähne findet während des Embryonallebens und wahrscheinlich auch noch später an dem hinteren Ende des Zahnleiste statt, indem dort neue Papillen auftreten.

Die an adulten Schädeln vorhandene Zahnlücke zwischen Prämaxillarzahn und Maxillarzähnen ist embryonal nicht vorhanden, dagegen zeichnet sich bei jugendlichen Thieren der 5. (oder auch der 4.) Maxillarzahn durch seine Grösse aus.

Auf dem Vomer fand ich auch bei Embryonen bis jetzt nicht mehr wie die schon oft beobachteten 1—2 ziemlich grossen Zähne.

Aeusserst interessant ist es, dass neben den eben beschriebenen, bleibenden Zähnen eine zweite Sorte ganz kleiner Zähne vorkommt (die niemals in Funktion treten), und dass dieselben früher angelegt und früher ausgebildet werden wie die dauernden.

In den jüngsten Stadien der Zahnentwickelung finden wir eine durchgehende Zahnleiste, an der sich die Zahnpapillen in der bekannten Weise ausbilden; bei einer grösseren Zahl jener Anlagen kann man nun bemerken, dass, während die Papille des bleibenden (grossen) Zahns an dem distalen Ende der Leiste (vom Mundhöhlenepithel aus gerechnet) ihre Entstehung nimmt und erst die allerfrühesten Entwickelungsvorgänge dabei aufweist, weiter proximal (also näher dem Mundhöhlenepithel) an derselben Leiste eine ganz kleine, sonst aber wie gewöhnlich gebaute Papille bereits vollständig entwickelt ist, und ein minimales mit einer Dentinscherbe versehenes Zähnchen enthält. Je älter der Embryo wird, desto weiter rückt das Zähnchen an die Oberfläche, theilweise von dem darunter liegenden, bleibenden Zahn verdrängt, desto mehr

machen sich aber auch bereits Rückbildungen an ihm bemerkbar, zunächst an der Papille, dann aber auch an dem Zähnchen selbst, welches wir gegen Ende der Embryonalzeit nur noch in der Gestalt einer ganz kleinen Dentinscherbe lose in dem Mundhöhlenepithel liegen sehen.

Derartige kleine Zähne finden sich sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer, sowie auch im Zwischenkiefer und im Palatinum.

Ihre Zahl wechselt bei den verschiedenen Individuen, nimmt aber gegen das Ende der Embryonalzeit bedeutend ab. So zähle ich z. B. in einem ganz frühen Stadium im Ober- und Zwischenkiefer im Ganzen (also auf beiden Seiten zusammen) 18, im Unterkiefer 12. Kurz vor dem Ausschlüpfen fand ich dagegen oben nur 5 und unten 4.

Auch in der Grösse nehmen sie während der embryonalen Entwicklung nicht nur relativ, sondern auch absolut ab. (Bei einem Embryo, der etwa ein Drittel der Grösse eines solchen kurz vor dem Ausschlüpfen erreicht hatte, maassen sie z. B. 0,03 mm.)

Wenngleich ich es nicht für gänzlich unmöglich halte, dass hin und wieder ein derartiges Zähnchen nicht der Resorption anheimfällt, sondern weiter wächst, sich zwischen die grossen Zähne einschiebt und so dauernd erhalten bleibt (ich selbst habe es nicht beobachtet), wie denn Baur noch bei einer jungen Hatteria 3 „Ersatzzähne“ sah, so ist es doch völlig sicher, dass diese erste Generation kleiner Zähne in ihrer überwiegenden Mehrzahl niemals in Funktion tritt, sondern schon während der Embryonalzeit oder doch sehr bald später wieder gänzlich verschwindet.

Es dürfte nicht ganz unangebracht sein, diese Zähne im Vergleich mit den Verhältnissen bei Säugethieren als ein functionsloses, embryonales Milchgebiss zu bezeichnen und auf ihre Bedeutung für die Theorie des Zahnwechsels hinzuweisen.

Auf der äussersten Schnauzenspitze sitzt bei Embryonen ein aus verhorntem Epithel gebildeter Kegel, welcher als Eischwiele zu bezeichnen ist. (In meiner ersten Mittheilung nannte ich ihn Eizahn, was ich hiermit corrigire.) Derselbe ist sonst ebenso gebaut, wie es Röse, Sluiter etc. bei anderen

Sauropsiden angiebt, jedoch zeigen die Zellen der äusseren Epithellage, des sogenannten Epitrichiums, eine davon abweichende und ganz eigenthümliche Form. Sie sind sehr gross, an ihrer Basis sitzt der Kern, und an ihrer freien Seite, dort wo sie die Oberfläche der Schwiele bilden, zerfallen sie in mehrere grosse Lappen, die bisweilen so angeordnet sind, wie die Zinnen einer Mauer.

Schliesslich noch einige Bemerkungen zu den

Gehirnnerven.

Den Austritt des N. olfactorius (50) und des N. opticus (49) erwähnte ich bereits, ebenso auch den des Trochlearis (48) und Oculomotorius (47). Letzterer ging in dem Stadium, welches ich an der Hand des Modells beschrieb, noch durch den Knorpel des Orbitosphenoids; später ist an dieser Stelle derselbe oft reduzirt, und der Nerv verläuft dann durch dasselbe Fenster, durch das mehr dorsal der Trochlearis geht.

Beim Trigeminus und theilweise auch beim Oculomotorius finde ich bei Embryonen bedeutende Abweichungen von den Befunden, welche Osawa von Erwachsenen mittheilt, und ich gehe daher etwas näher darauf ein.

Der Trigeminus entspringt mit zwei, allerdings ganz dicht aneinanderliegenden Wurzeln, welche zusammen verlaufen und an einer von Bindegewebe bedeckten grossen Oeffnung (46), welche zwischen dem vorderen Theil der Gehörkapsel und der ventralen Partie des Alisphenoids liegt, zu Tage treten. Dort bildet die eine und zwar die grössere Wurzel, der Ramus II, ein bedeutendes Ganglion (Ganglion Gasseri), von welchem die heraustretenden Nerven kaudal von der Columella abgehen. An diesem Ganglion betheiligt sich die andere Wurzel, der Ramus I, aber nicht, obgleich sie dicht daran liegt, sondern geht unter der Columella (median) weiter nach vorne, gelangt auf das Alisphenoid und bildet dort nun ihrerseits ein längliches Ganglion, welches bei jungen Embryonen dem Ganglion Gasseri nicht viel an Grösse nachsteht und in einer Vertiefung des Alisphenoidknorpels eingebettet ist.

Von dem dorsalen Ende dieses Ganglions des Ramus I geht ein Ast dorsal und etwas lateral ab, immer der vorderen Kante des Alisphenoids folgend, es ist der N. frontalis. Ein zweiter

Nerv — der Nervus nasalis — verlässt an dem unteren Ende das Ganglion und zieht nach vorne. Genau an derselben Stelle, wo dieser aus dem Ganglion tritt (und nicht vom Nervus frontalis, wie Osawa sagt), nimmt noch ein weiterer kleiner Nerv seinen Ursprung, der Ramus ciliaris.

Dicht neben dem Ganglion des Ramus I Trigemini tritt der Oculomotorius zu Tage, welcher zunächst einen kleinen Muskelast abgiebt und sich sehr bald in zwei starke Aeste spaltet, von welchen der eine (Ramus profundus s. muscularis, Osawa) sofort tief in die Augenhöhle hineindringt, während der andere (der Ramus superciliaris s. ciliaris [Osawa] zu einem länglichen Ganglion, dem Ganglion ciliare, anschwillt. Unmittelbar distal von diesem vereinigt sich der kleine Ramus ciliaris Trigemini mit dem Ramus ciliaris Oculomotorii. (Bisweilen, aber selten, mündet der Ramus ciliaris N. V aber auch bereits im Ganglion selbst, er scheint sich dann aber nur ganz oberflächlich an dieses anzulegen und nicht mit ihm zu verschmelzen.)

Die Verhältnisse bei Sphenodonembryonen zeigen also einerseits die sehr grosse Selbstständigkeit des ersten Trigeminus, der sogar ein eigenes Ganglion besitzt, als auch liefern sie den Beweis, dass das Ganglion ciliare nur eine Bildung des Oculomotorius ist, was mit der Schwalbe'schen Auffassung dieses Nerven gut übereinstimmt.

Der Abducens kommt ziemlich versteckt unter den Pterygoidfortsätzen des Basisphenoids etwas seitlich und rostral von ihnen aus der Schädelhöhle.

In einem Foramen an der inneren Seite der Gehörkapsel (44) liegen das vordere und das hintere Ganglion des Acusticus, hier entspringt auch der Facialis (45), der nach seinem Austritt durch die Gehirnwand ein kleines Ganglion bildet. Ueber ihn sowie über die Nervi IX—XII und den ersten und zweiten Cervicalnerven werde ich unten nach der Besprechung der schallleitenden Organe noch weiter handeln.

Schallleitender Apparat.

Bei der Betrachtung desselben erscheint es mir zweckmässig von einem Entwicklungsstadium auszugehen, bei welchem die Mehrzahl der Deckknochen bereits gut ausgebildet ist, und

die Spangenbildungen am Schädel demnach deutlich erkennbar sind. In einem solchen Stadium — Grösse des Kopfes von der Schnauzenspitze bis zum Hinterhauptkondylus etwa 7 mm — zeigt sich die Ohrregion in folgender Gestalt:

Der Gelenkfortsatz des Unterkiefers, an dessen äusserstem Ende sich der musc. depressor mandibulae ansetzt, springt verhältnissmässig viel weiter kaudalwärts vor, als es bei Erwachsenen der Fall ist, so dass die Artikulationsstelle des Unterkiefers mit dem Quadratum sich in ziemlich beträchtlicher Entfernung von seinem hinteren Ende befindet. Rostral wird die Gehörsphäre begrenzt durch das Quadratojugale (B a u r) = Tympanicum (O s a w a) und einem ventralen Ast des Squamosums; darunter liegt das kaudale Ende des Quadratums und zwar so, dass es nur sehr wenig von dem eben erwähnten Knochen bedeckt wird, in viel geringerem Grade, wie es beim Erwachsenen der Fall ist, da der genannte Ast des Squamosums eigentlich das Quadratum nur eben erst berührt. Das bei alten Exemplaren umfangreiche Foramen zwischen der durch das Quadratojugale und Squamosum gebildeten Spange einerseits und dem Quadratum andererseits ist bereits vorhanden, wenngleich verhältnissmässig viel kleiner und flacher wie später.

Das Squamosum bildet in dieser Zeit eine rhombische, grosse Knochenplatte, von deren vier Ecken Fortsätze abgehen; ein d o r s a l e r erstreckt sich gegen das erst schwach entwickelte Parietale, der eben erwähnte v e n t r a l e zum Quadrato-Jugale, ein r o s t r a l e r geht zum Postorbitale und dem letzteren gerade entgegengesetzt finden wir schliesslich einen vierten, k a u d a l- und gleichzeitig etwas v e n t r a l w ä r t s abgehen, von dem beim erwachsenen Thier kaum noch eine Andeutung vorhanden ist. Er wurde bereits bei der Beschreibung des Schädels erwähnt und besitzt in diesem Stadium eine bedeutende Länge, den drei anderen Squamosalfortsätzen kaum an Grösse nachstehend. Er ist der otischen Knorpelmasse theils a u f-, theils a n gelagert, wie er denn auch keinen flachen Knochen vorstellt, sondern im Querschnitt die Gestalt eines Dreiecks zeigt, von dem die eine Seite dem Labyrinthknorpel anliegt, die zweite nach der Schädeloberfläche hinsieht und vom musculus depressor mandibulae bedeckt wird, während die dritte dem Raum zugewendet ist, welcher zur Aufnahme der schallleitenden Organe bestimmt ist. Dieser

Fortsatz endet kaudal, indem er sich abgeschrägt dicht an eine kleine Knorpelmasse anlegt, welche von dem Labyrinthknorpel entspringt und eine kleine Erhöhung desselben vorstellt, die erste Andeutung des später so gewaltig entwickelten „Opisthoticums". (Processus paroticus.)

Vom Quadratum ist zu bemerken, dass es beträchtlich weiter kaudalwärts sich erstreckt wie die Quadratojugale-Squamosum-Spange und dass von ihm ein kleines Stück gerade in dem Winkel zwischen kaudalem und ventralem Fortsatz des Squamosum von letzterem unbedeckt lateral herausschaut.

Unmittelbar unterhalb der Haut breitet sich zwischen den oben beschriebenen Knochenpartien das Trommelfell aus; nur sein am meisten kaudalwärts gelegener Theil — jenseits einer Linie, welche man sich von der äussersten Unterkieferecke bis zu der Vereinigungsstelle des ventralen und kaudalen Squamosum-Fortsatzes gezogen denkt, wird durch den musc. depressor mandibulae verdeckt, unter dem daher auch der aufsteigende Ast des Zungenbeinbogens und einige Theile der sich daran anschliessenden „Extracolumella" liegen.

Erwähnenswerth ist es übrigens, dass das Trommelfell im embryonalen Zustande eine verhältnissmässig grössere Fläche bildet wie bei Erwachsenen, was sich aus der Länge des kaudal von der Gelenkpfanne befindlichen Unterkieferastes, der bedeutenderen Rundung der Quadratojugal-squamosalen Spange und namentlich auch aus der Länge des kaudalen Astes des Squamosums erklärt; ausserdem ist seine Lage eine andere wie bei alten Thieren, bei welchen seine Oberfläche mehr kaudalwärts schaut, während sie hier fast ganz genau lateralwärts gerichtet ist.

Unterhalb der eigentlichen Haut befindet sich zunächst ein lockeres, maschiges Gewebe mit charakteristischen polygonalen Kernen; es besteht aus grossen, blasigen Zellen, welche durch sehr regelmässig ausgebildete Protoplasmastränge in ihrem Innern in ein zierliches Netzwerk zerlegt werden, zwischen dessen Gerüstfasern die Kerne angeheftet sind. Dieses Bindegewebe ist zwar nicht auf die Trommelfellpartie beschränkt, sondern kommt auch an anderen Stellen vor, hier aber bildet es ein förmliches kleines Polster. In ihm verläuft ein Blutgefäss von der Ecke des Unterkiefers aus schräg nach oben und vorne, welches auch stark sich verzweigende Seitenäste abgiebt.

Auf diese lockere Gewebsschicht folgt die ansehnlichste Partie des Trommelfells, die „Aponeurose" der Erwachsenen; sie besteht aus langen Fasern mit auffallend langgestreckten Kernen — der Längsdurchmesser derselben übertrifft den Querdurchmesser um das 10—20fache. Die von solchen Fasern gebildete Membran befestigt sich peripher an dem retroarticularen Ast des Unterkiefers, dem Quadratojugale, dem ventralen sowie dem kaudalen Fortsatz des Squamosums und dem von den Ecken des Unterkiefers gegen den kaudalen Fortsatz des Squamosums hinaufsteigenden Zungenbeinbogen, an welcher Stelle sie übrigens, wie schon erwähnt, von dem musc. depressor mandibulae überlagert wird, der jedoch im Gegensatz zum erwachsenen Thier vom Trommelfell nur einen verhältnissmässig kleinen Theil bedeckt. Von unten her stösst an sie aber auch die „Extracolumella", und hier findet die Verbindung zwischen Knorpel und Membran namentlich an einer Stelle statt, von der aus die Fasern der „Aponeurose" nach allen Seiten hin ausstrahlen. Zwei Faserzüge sind es dabei hauptsächlich, welche mehr als die übrigen hervortreten: Der eine geht von der Befestigungsstelle der Membran und der Extracolumella nach dem retroarticularen Ast des Unterkiefers und wird kaudal von dem musc. depressor mandibulae begrenzt; in älteren Stadien verstreicht er mehr und hebt sich nicht so auffallend von den übrigen Theilen der Membran ab. Der zweite Faserzug dagegen, welcher von der Extracolumella dem ersten gerade entgegengesetzt nach dem Winkel zwischen ventralem und kaudalem Fortsatz des Squamosum zieht und sich an letzterem befestigt, verdickt sich später immer mehr und mehr und wird schliesslich zur „Extracolumella-Sehne" des erwachsenen Thieres.

Diese Sehne ist nach Hoffmann bei Lacerta-Embryonen noch ein Muskel; bei Sphenodon aber habe ich an Stelle der Bindegewebs- und Sehnenfasern nie eine Muskelfaser gesehen.

Unterhalb (von der Haut aus gerechnet) dieser starken Membran findet sich eine Schicht lockeren Bindegewebes mit zarten Fasern und unter dieser schliesslich das Epithel der Paukenhöhle.

Die eben beschriebenen einzelnen Schichten lassen sich übrigens leicht isoliren; sie insgesammt entsprechen dem

Trommelfell der Lacertilier, während in der That die „Aponeurose“ der mittleren Schicht derselben gleichzusetzen ist.

Von einem äusseren Gehörgang habe ich bei Embryonen keine Spur gefunden. Versluys (133) sieht bei Erwachsenen in einem mit plattem Epithel ausgekleideten, allseitig geschlossenen Gang, welcher sich innerhalb eines von der äusseren Haut bis zur „Aponeurose“ erstreckenden Bindegewebsstranges befindet, das Rudiment einer äusseren Gehörhöhle bei Sphenodon; ich vermuthe, dass dieser Gang vielleicht der Rest ist von einem bei Erwachsenen rückgebildeten Blutgefäss, welches ich oben bei dem lockeren Bindegewebe zwischen Aponeurose und äusserer Haut erwähnte.

Die Paukenhöhle. Von der Gegend, an welcher sich später am Basisphenoid der Processus pterygoideus ausbildet, erstreckt sich von der Mundhöhle her eine geräumige Aussackung (theils längs, theils etwas ausserhalb des musculus pterygoideus) der Oberfläche des Schädels entlang zur Ohrgegend, wo sie dicht an dem Stapes endet. Während ihre Wände in ihrem übrigen Verlauf ziemlich dicht aneinander liegen, weichen sie in dem unterhalb des Trommelfells befindlichen Theil weit auseinander, sodass hier eine umfangreiche Höhle entsteht, die sich fast unter der ganzen membrana tympani ausbreitet und sich derselben mit ihrer oberen, völlig abgeplatteten Partie flach anlegt.

In dem Raume zwischen Stapes und Zungenbeinbogen einerseits — beide Theile liegen, wie ich gleich zeigen werde, noch ziemlich dicht aneinander — und Stapes und Quadratum andererseits schieben sich kleine Aussackungen dieser Paukenhöhle hinein, sodass der Stapes in einer Falte liegt. Man ersieht hieraus, dass sowohl Stapes als auch alle übrigen schallleitenden Theile mitsammt ihren Gefässen und Nerven ausserhalb der Paukenhöhle sich befinden (bei Lacerta-Embryonen giebt Hoffmann das Gegentheil davon an); wie man denn auch bei allen Embryonen leicht im Stande ist, die ganze Paukenhöhle vom Rachen aus als einen einheitlichen geschlossenen Sack herauszupräpariren, wobei man bemerken kann, dass dieselbe von einem sehr zierlichen, reich verzweigten Kapillarnetz ganz umsponnen ist.

Das Epithel der Höhle ist einschichtig und ziemlich flach; in den beiden oben erwähnten Ausstülpungen zwischen Zungenbein und Quadratum wird es höher, und an letzterer Stelle

findet sich eine Art Crista, in welcher das Epithel mehrschichtig ist. Von der mittleren Schicht des Trommelfells — der Aponeurose — ist das Epithel der Paukenhöhle, wie bereits erwähnt, noch durch eine Lage Bindegewebe von ziemlich beträchtlicher Dicke getrennt.

Wenn ich mich zu den

schallleitenden Skeletttheilen

wende, so schicke ich zunächst voraus, dass ich bei allen von mir beobachteten Stadien dieselben als eine einheitliche Anlage antraf; Zungenbeinbogen, Extracolumella, Columella finde ich von vornherein in innigem Zusammenhange. In diesem Stadium, von welchem ich bei meiner Beschreibung ausgehe, treffen wir folgende Verhältnisse an: Das erste Zungenbeinhorn — über seinen Zusammenhang mit dem Körper des Zungenbeins u. s. w. wurde bereits früher gehandelt —, zieht als ein verhältnissmässig dicker und ziemlich plumper Stab, an dessen rostralwärts gelegene Kante sich das Trommelfell heftet, von der Ecke des Unterkiefers dorsal in die Höhe bis ganz in die Nähe der äussersten Spitze des kaudalen Astes des Squamosums — dort also, wo derselbe an einem kleinen, der Labyrinthkapsel aufsitzendem Knorpelstück, dem späteren Opisthoticum, endet. An dieser Stelle findet sich auf dem Zungenbeinbogen, nachdem er unmittelbar vorher beträchtlich dünner geworden war, ein kleines Tuberculum, von dem einige stärkere Bindegewebsfasern zu dem dicht darüber befindlichen musc. depr. mandibulae hinüberziehen, welche die einzige festere Verbindung zwischen Zungenbein und Muskle bilden; denn gerade hier, wo ersteres zur Extracolumella abbiegt, findet sich zwischen beiden ein förmlicher Spaltraum, sicher zu dem Zweck, dass bei Kontraktionen des Muskels dieser über dem Knorpel dahingleitet, ohne ihn zu alteriren.

Der jenseits des Höckers folgende Theil des Zungenbeinbogens — die Extracolumella — ist wegen seiner unregelmässigen Gestalt nicht leicht zu beschreiben; am ehesten könnte man ihn mit einer mehr oder weniger gebogenen rhombischen Platte vergleichen. Die eine Seite dieser Platte steht mit dem Stapes in Verbindung, die zweite, jener grade gegenüber befindlich, legt sich von unten an das Trommelfell, ist mit demselben aber nur an jenem Punkt fest verwachsen, von dem die oben be-

schriebene Extracolumellasehne nach dem Winkel zwischen ventralem und kaudalem Ast des Squamosums zieht, um sich an letzterem zu befestigen, während der grösste Theil dieser nach dem Quadratum hin sich erstreckenden Seite frei unterhalb der membrana tympani liegt. Die dritte Seite geht mit einem kurzem Verbindungsstück, dort wo das Tuberculum sich befindet, in den Zungenbeinbogen über, und dieser entgegengesetzt legt sich die vierte an das Quadratum und zwar an das oben beschriebene hyalin-knorpelige, vom Squamosum unbedeckte Stück desselben, welches in der Ecke des ventralen und kaudalen Astes dieses Belegknochens sich befindet. Mit jenem ist die Extracolumella in diesem Stadium gelenkig verbunden und nur ein Bindegewebsstrang befestigt sie mit der äussersten dorsalen Ecke des Quadratums intensiver. Hier hört dieser Theil der Extracolumella aber noch nicht auf, sondern wendet an der schon oft genannten Ecke des Squamosums sich wieder kaudalwärts und zieht an dem kaudalen Ast dieses Knochens entlang nach hinten, sich der dritten freien Seite desselben (siehe oben) anschmiegend, um schliesslich in einen starken Bindegewebsstrang überzugehen, der bis zum Ende des Squamosum-Astes sich erstreckt.

Ueber dem zuletzt erwähnten Theil der Extracolumella breitet sich die Extracolumellasehne aus, während der mit dem Quadratum in Gelenkverbindung stehende Abschnitt — von dem ich übrigens noch nachträglich zu erwähnen habe, dass sich in ihm ein kreisförmiges Foramen befindet — von einem Theil des übrigen Trommelfells bedeckt ist, das sich dort an das Quadratum und das Squamosum anheftet.

Noch komplizirter werden die geschilderten Verhältnisse der Extrakolumella dadurch, dass sich ihre gesammten Knorpelplatten von der dorsalen Ecke des Quadratums bis zum Tuberculum des Zungenbeinbogens wölbt und zwar so, dass ihre konkave Seite nach dem kaudalen Ast des Squamosums schaut; je jünger die Embryonen sind, desto geringer, je älter, desto bedeutender ist diese Biegung, sodass bei letzteren das Tuberculum des Zungenbeinbogens der Anheftungsstelle der Extracolumella bedeutend mehr genähert ist wie bei den ersteren.

Medial nach der Schädeloberfläche hin setzt sich die Extracolumella in den Stapes fort, der in dieser Zeit verhältnissmässig

kurz und dick ist; derselbe endet mit einer verbreiteten, knorpeligen Fussplatte, welche nicht durch Knorpel, sondern nur durch Bindegewebe mit der Labyrinthkapsel verbunden ist.

Wir sehen also, dass Stapes, Extracolumella und Zungenbeinbogen in diesem Stadium ein zusammenhängendes, hyalines Knorpelstück darstellen ohne direkte Trennung; nur an einer Stelle ist auf Schnitten eine Diskontinuität im Knorpel nachzuweisen, und zwar ist das dort der Fall, wo der Stapes in die Extracolumella übergeht; hier ist an der Gestalt und Lage der Knorpelzellen und Kerne der Beginn einer sich ausbildenden Trennungslinie bestimmt zu konstatiren.

Zum Verständniss der Lage des ganzen embryonalen schallleitenden Apparates bitte ich noch folgende Unterschiede gegenüber den Erwachsenen zu berücksichtigen. Eine Linie, welche man sich am ausgewachsenen Schädel zwischen der Artikulationsstelle des rechten und linken Unterkiefers mit dem Quadratum, mehr noch eine solche zwischen den distalen Enden der beiderseitigen Opisthotica gezogen denkt, verläuft bedeutend kaudal vom Condylus des Hinterhauptes; bei den embryonalen Schädeln dagegen nicht. An dem eben beschriebenen Stadium z. B. würde eine derartige Linie zwischen den Unterkiefer-Artikulations-Stellen noch das kaudale Ende des Basisphenoids schneiden, und eine solche zwischen den Knorpelstückchen auf der Labyrinthkapsel (den späteren Opistotica), an welche die kaudalen Aeste des Squamosums sich anlegen, würde noch ganz beträchtlich rostral von dem Occipitalgelenk verlaufen. Das hat seinen Grund einerseits in der noch unbedeutenden Spangenbildung am embryonalen Schädel, — die so charakteristischen Parietalspangen sind fast noch garnicht vorhanden — dann aber vor allem darin, dass die später so ausserordentlich langen Opisthotica selbst beim ausgeschlüpften Thier immer erst noch unbedeutende Höcker auf der Gehörkapsel darstellen. Hierdurch wird zunächst bedingt, dass der Raum zwischen Trommelfell und Schädeloberfläche sehr gering ist, und dann dass in Folge dessen die Richtung des embryonalen Stapes eine völlig andere ist wie die des erwachsenen. Im letzteren Falle läuft er, sich der ventralen Seite des langen, dünnen Opisthoticums anlehnend kaudal und gleichzeitig lateralwärts, während bei jüngeren Embryonen seine Richtung hiervon fast um 100 Grad

verschieden ist, da er nämlich rostral und lateral sich erstreckt.

Nach dem Obigen wird es auch einleuchtend sein, dass der Zungenbeinbogen dem Stapes anfangs fast unmittelbar aufliegt, und dass der Winkel, den diese beiden Theile miteinander bilden, ein sehr spitzer ist; je älter nun die Embryonen werden, desto grösser wird dieser Winkel, desto mehr beginnt sich auch gleichzeitig der Stapes aufzurichten. Bei eben ausgeschlüpften Thieren steht derselbe bereits fast senkrecht zur Medianlinie des Schädels, aber erst viel später bekommt er seine definitive Richtung. Es ist selbstverständlich, dass Nerven und Blutgefässe, die in Beziehung zum Stapes stehen, an diesen Lageveränderungen ebenfalls Antheil nehmen.

Bevor wir uns der Betrachtung der Nerven und Gefässe zuwenden, möchte ich erst noch die Verhältnisse der schallleitenden Theilen in anderen Entwicklungsstadien besprechen. Ich wähle hierzu zunächst ein sehr viel jüngeres wie das vorige und zwar ein etwas kleineres wie jenes, von dem ich bei der Entwicklung des Schädels ausging. Von den hier in Betracht kommenden Deckknochen ist das Quadratojugale knöchern noch garnicht angelegt; das Squamosum stellt eine zum grossen Theil noch bindegewebige, rhombische Platte dar, an deren vier Ecken noch nicht die vier oben beschriebenen auslaufenden Aeste zu bemerken sind; es berührt das unter ihm liegende knorpelige Quadratum auch nicht, das letztere bleibt daher von ihm noch völlig unbedeckt.

Im Ganzen zeigen Stapes, Extracolumella und Zungenbeinbogen, die auch hier wiederum ein einheitliches Knorpelstück bilden, bereits dasselbe Verhalten, wie es oben beschrieben wurde; auch ist dort schon darauf hingewiesen, dass in diesen jungen Stadien die Krümmung der Extracolumellaplatte noch unbedeutend und dass der Winkel zwischen Stapes und Columella ein sehr spitzer ist, sodass die sich in diesen Raum zwischen beide hineinschiebende Aussackung der Paukenhöhle nur als ein schmaler Spalt erscheint.

Wichtige Unterschiede sind jedoch folgende: Die Fussplatte des Stapes ist mit der Gehörkapsel nicht durch Bindegewebe, sondern knorpelig verbunden, und zwar ist dieses Verhalten in der Mehrzahl der untersuchten Fälle die Regel, ob-

wohl individuelle Verschiedenheiten vorkommen. So finde ich z. B. bei drei offenbar völlig gleichaltrigen Individuen die Stapes-Fussplatte des einen durch Knorpel mit dem Labyrinth verbunden, des anderen durch praechondrales Gewebe und des dritten durch typisches Bindegewebe.

Die Andeutung einer Trennungslinie zwischen Stapes und Extracolumella ist ebenfalls hier aufzufinden.

Am bedeutungsvollsten ist jedoch das Verhältniss der Extracolumella zum *Quadratum*. Auch hier legt sich die eine Seite der Extracolumella an das Quadratum, ist jedoch mit diesem nicht durch Gelenk verbunden, sondern durch Bindegewebe fest an dasselbe angeheftet, namentlich an der dorsalen Ecke des Quadratums geht ein sehr starker Bindegewebszug bis weit auf den Knorpel desselben hinauf; jedenfalls ist die Verbindung zwischen Extracolumella und Quadratum hier eine sehr intensive. An der Ecke des Quadratums endet auch der Knorpel der Extracolumella (im Gegensatz zu späteren Stadien); derselbe ist hier abgerundet und geht in einen starken Bindegewebsstrang über (der später, wie wir sahen, zum Theil durch Knorpel ersetzt wird), welcher kaudalwärts zieht in derselben Richtung, die der später auswachsende kaudale Ast des Squamosums einschlagen wird, und legt sich statt wie künftig diesem Knochentheil jetzt erst allein der periotischen Knorpelmasse theils an, theils auf.

Genaue Untersuchungen (die gerade hier mit bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft sind, da es sich nicht nur um eine Rekonstruktion, sondern um Schnitte in ganz bestimmter Richtung handelt, deren präcise Orientirung wegen der Kleinheit der in Frage kommenden Theile, vor allem aber wegen der Lage derselben in verschiedenen Ebenen schwierig ist) liefern den Beweis, dass zwischen dem eben beschriebenen Anheftungstheil der Extracolumella mit dem Quadratum und der übrigen Extracolumella eine Trennungsliniei m Knorpel vorkommt. Dieselbe verläuft, *unmittelbar an der Trennungslinie des Stapes mit der Extracolumella beginnend*, bis zu dem kreisrunden Foramen (das auch in diesem Stadium in jenem Theil der Extracolumella vorhanden ist) und von dort weiter bis zu der an das *Trommelfell* stossenden Seite der Extracolumella, *trennt von dieser also einen vollständigen Insertionstheil* (mit dem

Quadratum) ab. Mehr als wahrscheinlich ist es mir, dass die beiden durch das runde Foramen unterbrochenen Theile dieses Insertionsstückes auch wirklich ursprünglich zwei getrennt von einander angelegte Knorpelpartien sind, denn in manchen Fällen sah ich die Brücke, welche das Foramen gegen das Quadratum abschliesst, nicht aus Knorpel, sondern nur aus Bindegewebe bestehen.

Von wichtigeren Veränderungen bei älteren Stadien ist ausser dem bereits Mitgetheilten nicht mehr viel zu berichten. Der Quadrat-Insertionstheil wächst zunächst noch weiter an dem kaudalen Ast des Squamosums entlang nach rückwärts; später aber verkleinert sich diese Partie proportional der allmählich erfolgenden Rückbildung dieses Knochenstückes wieder.

Bei älteren Embryonen sehe ich bisweilen an der verdünnten Stelle des Zungenbeins unmittelbar distal (vom Schädel aus gerechnet) von dem öfter erwähnten Tuberculum eine Trennungslinie angedeutet. Dieselbe ist aber durchaus nicht konstant; unter etwa zwanzig Individuen habe ich sie nur zwei bis drei mal gefunden. Es scheint hier dasselbe Verhältniss vorzuliegen, wie bei Erwachsenen, bei welchen die Untersucher (Huxley, Peters, Baur, Kölliker, Osawa, Versluys etc.) eine Abgliederung der Extracolumelle vom Zungenbein theils behaupten, theils verneinen, theils individuellen Schwankungen unterworfen sein lassen. (In letzter Hinsicht sind namentlich die Untersuchungen Gadow's von Bedeutung.)

In Bezug auf den Zusammenhang der einzelnen Theile und das Auftreten etwaiger Trennungslinien im Knorpel bei den von mir untersuchten Embryonen gebe ich noch nachfolgende Uebersicht.

Die Stapesfussplatte steht bei dem jüngsten Stadium in knorpeliger Verbindung mit der Labyrinthkapsel; später wird dieselbe bindegewebig und bleibt es auch auf die Dauer.

Die Grenze zwischen Stapes und Extracolumella ist auch in den jüngsten Stadien vorhanden, wenn auch oft nur mit Mühe an der Gestalt und Lage der Knorpelzellen und Kerne nachzuweisen; mit zunehmendem Alter wird dieselbe immer deutlicher, indem schliesslich Bindegewebe dazwischen tritt.

Eine Abgliederung des Quadratum-Insertionstheiles ist nur in den frühesten Entwicklungsstadien zu konstatiren; später verwischt sich die trennende Linie.

Zwischen Extracolumella und Zungenbeinbogen findet man hie und da bei älteren Individuen die Andeutung einer Trennung; bei jüngeren ist dieselbe nicht vorhanden. (Schräg geführte Schnitte täuschen übrigens bisweilen eine Abgliederung vor, die in Wirklichkeit nicht da ist.)

Nerven und Gefässe.

Die Resultate meiner Untersuchungen hierüber stimmen in vieler Hinsicht mit den exakten Beobachtungen überein, welche Versluys über diesen Gegenstand bei adulten Hatterien gemacht hat; nur in einigen und wie ich glaube nicht unwichtigen Punkten weicht der embryonale Zustand von dem bei Erwachsenen ab.

Ich wähle für die Beschreibung wieder dasselbe Stadium, von welchem ich bei der Betrachtung des Ohres ausging, und bitte vorläufig zur Orientirung das Schema zu benutzen, welches Versluys (133) auf Taf. 17 Fig. 92 giebt.

Der Nervus facialis tritt durch sein Foramen im Prooticum an der ventralen und medialen Seite des Schädels zu Tage und theilt sich nach Bildung eines kleinen Ganglions dann unmittelbar in zwei Hauptäste, von denen der eine (I) als ramus palatinus rostral und etwas ventral nach vorne zieht, während der andere (II), der uns hier am meisten interessirt, fast unmittelbar auf der Oberfläche des Schädels kaudal und etwas dorsal (medial von der Paukenköhle) nach der Gegend verläuft, wo der Stapes mit seiner Platte in der Labyrinthkapsel befestigt ist.

Drittens finden wir einen Nervenstamm (III), den ramus communicans internus, welcher am r. palatinus entspringt, kaudal eine Strecke weit der Carotis interna folgt, dann von ihr abbiegt und nach Aufnahme mehrerer Verbindungsäste mit dem hinteren Hauptstamm des facialis (II) — stets ventral von diesem Nerv und damit selbstverständlich auch vom Stapes bleibend — immer weiter kaudal und gleichzeitig dorsalwärts zieht. Darauf umfasst er den dorsal aufsteigenden Ast der Carotis interna (bevor dieselbe die Arteria facialis abgiebt)

mit einer Schlinge, nimmt unmittelbar danach nochmals Zweige des hinteren Astes des Facialis (II) (auf die ich gleich zurückkommen werde) auf, und wendet sich dann schliesslich nach Abgabe zweier kurzer, schwacher Verbindungsstränge mit dem Ganglion des Glossopharyngeus direkt kaudalwärts, um dort den oberflächlichen Halsstamm des Sympathicus zu bilden.

Wenn ich mich wieder zur näheren Betrachtung des kaudalen Hauptstammes des Facialis (II) wende, so sehe ich zunächst denselben am Ganglion des nervus facialis unmittelbar bei seinem Austritt aus dem Schädel einen kaudal-ventralen Verbindungsast (1) zum ramus communicans internus (III) abgeben, der sich — zwischen der Arteria carotis interna und Schädelwand hindurchgehend — an der Stelle mit diesem verbindet, wo letzterer die Arterie verlässt, um allein kaudal weiterzugehen. In einiger Entfernung — kaudal-dorsalwärts — zweigt sich ein anderer (2) derartiger Verbindungsstrang ab, welcher sich mit dem ramus communicans internus — etwas rostral von dessen Gabelung zum Durchlass des Hauptstammes der Carotis interna — vereinigt.

Noch weiter kaudal-dorsalwärts — aber noch beträchtlich rostral und ventral vom Stapes — spaltet sich der Hauptstamm des Facialis in vier Zweige. Die beiden Hauptzweige, die Chorda tympani und der Muskelast des Hauptstammes des Facialis, bleiben aber noch dicht nebeneinander liegen, ohne sich zu trennen und gehen so zusammen — (dieser Theil des Verlaufs ist auf der Zeichnung von Versluys, bei welcher die beiden Nervenäste sich sofort weit gabeln, nicht vorhanden) — indem sie sich etwas von der Oberfläche des Schädels erheben, weiter kaudal-dorsalwärts bis zum Stapes, überschreiten denselben dorsal und trennen sich unmittelbar darauf nun wirklich von einander.

Die Chorda tympani geht ziemlich parallel mit dem Stapes nach der Oberfläche des Trommelfells, wo sie aus dem umgebenden Bindegewebe gerade in dem Winkel zu Tage tritt, welchen der Quadratum-Insertionstheil der Extracolumella mit dem Knorpelstück (respektive in jüngeren Stadien, mit dem dasselbe ersetzenden Bindegewebsstrang), welcher dem kaudalen Ast des Squamosums entlang läuft, bildet. Dann wendet sie sich

— rostral von der Extracolumella-Sehne — wieder nach vorne (rostral), überschreitet dabei den Insertionstheil der Extracolumella, läuft darauf — parallel dem kaudalen Ende des Quadratums — zwischen dem Knorpel desselben und der flachen Ausbreitung der Paukenhöhle am Trommelfell, ventral bis zur Artikulationsstelle des Unterkiefers und verschwindet schliesslich in ihrem Unterkieferkanal.

Der Muskelast des Facialis zieht nach seiner Trennung von der Chorda tympani noch weiter kaudal- und dorsalwärts, tritt dann aus dem Bindegewebe (gerade zwischen dem kleinen Tuberculum des Zungenbeinbogens und dem kleinen Knorpelstück — dem späteren Opisthoticum — an welchen sich der kaudale Ast des Squamosums anlegt) lateral heraus und theilt sich hier wiederum; zwei Aeste treten sofort in den lateral von ihnen hinwegziehenden musc. depressor mandibulae und ein stärkerer, aus mehreren Strängen zusammengesetzter Ast geht parallel mit dem Zungenbeinbogen rein kaudalwärts.

An jener Stelle, wo der Hauptstamm des Facialis (I) in die Chorda tympani und den Muskelast des Facialis sich spaltet (welche darauf, wie wir sahen, noch eine Strecke, ganz dicht aneinanderliegend, weiterlaufen), die übrigens dadurch auch näher gekennzeichnet wird, dass nicht weit kaudalwärts davon die Arteria facialis dorsalwärts strebend Chorda und Muskelast überschreitet, gehen aber noch zwei weitere Nerven ab.

Zunächst ein Ast, welcher parallel der Arteria facialis dieselbe begleitet und ebenso wie diese rostral und etwas lateral vom Stapes verläuft, um nach Verlassen der Ohrsphäre in die Temporalgrube zu treten. Ich spreche ihn für den Ramus recurrens an, der zum Trigeminus führt. Versluys zeichnet ihn nicht, wenigstens lässt er den kleinen Nervenstamm, welchen er für den r. recurrens hält, nicht von dieser Stelle sondern von seinem ramus communicans externus abgehen.

Der vierte Nervenstamm schliesslich verläuft in ventral-kaudaler Richtung (ventral vom Stapes), kreuzt die Arteria facialis (medial von derselben) und vereinigt sich schliesslich unmittelbar kaudal von der Carotis interna mit dem medialen Ast der Schlinge, welche der Ramus communicans internus (III) um diese Arterie bildet. Versluys nennt diesen Nerv Ramus communicans externus, was aber nicht aufrecht

zu erhalten ist, weil in dieser Zeit noch ein Nerv vorhanden ist, welcher kaudal vom Stapes verläuft. Derselbe vereinigt sich mit dem Ramus communicans internus an derselben Stelle wie der eben vorher beschriebene Ast (hier mündet übrigens auch der eine der Verbindungsstränge zwischen dem Ramus communicans internus und dem Ganglion des Glossopharyngeus). Mit dem Hauptast des N. facialis (oder vielmehr mit den beiden diesen nunmehr repräsentirenden Nerven, der Chorda tympani und dem Muskelast des Facialis) tritt er dicht am Stapes (medial von ihm) durch einige Fasern in Verbindung und zwar dort, wo Chorda und Muskelast sich definitiv von einander trennen.

Wir haben in diesem Nerv unzweifelhaft den Ramus communicans externus vor uns, der gerade ebenso wie bei den Lacertiliern zusammen mit dem vorhergehenden Verbindungsast (der von Versluys r. communicans externus genannt wird) eine den Stapes umfassende weite Schlinge bildet und kaudal direkt in den Sympathicus übergeht.

Der embryonale Nervenverlauf in der Gehörgegend bei Sphenodon weist demnach durchaus nicht jene auffallenden Abweichungen von den Sauriern auf, wie es nach Versluys in dem ausgebildeten Zustand der Fall ist.

Von den Gefässen erwähne ich nur die wichtigsten.

Arterien: Die Carotis interna passirt bei ihrem Eindringen in die Gehörgegend zunächst die Schlinge des Ramus communicans internus, läuft dann immer dicht an der Schädelwand bleibend rostral und etwas dorsal, theilt sich ventral vom Stapes, etwa in der Mitte des Verlaufes des dritten (von Versluys als Ramus communicans externus betrachteten) Verbindungsastes zwischen dem Hauptstamme des Facialis und dem Ramus communicans internus in mehrere Aeste.

Der grösste derselben, die Arteria facialis, setzt die bisherige Richtung der Carotis interna fort und verlässt rostral zusammen mit dem von mir als Ramus recurrens bezeichneten Nerv die Gehörsphäre, um an der dorsal-kaudalen Ecke des Quadratums zwischen diesem und der Gehörkapsel in die Temporalgrube zu gelangen.

Der dünne Ast dagegen zieht als Carotis interna rostral und ventral weiter und folgt dabei vom ersten Verbindungsast des Hauptstammes des Facialis an dem aus dem

Ramus palatinus des Facialis entspringenden Anfangstheil des Ramus communicans internus.

Unmittelbar an der Abzweigung der Arteria facialis von der Carotis interna verlässt eine dünne Arterie ventral unter dem Stapes die Carotis interna und zieht kaudal vom Stapes weiter, während des grössten Theiles ihres Verlaufes dicht dem Ramus communicans externus (mihi) angeschmiegt, welchen sie auch bis zu dessen Vereinigung mit dem Hauptstamm des Facialis respektive mit der noch nicht getrennten Chorda tympani und dem Muskelast des Facialis begleitet, um dann abzubiegen und zusammen mit dem letzteren Nerv in den musc. depressor mandibulae einzudringen. Es scheint dieselbe kleine Arterie zu sein, von der Versluys bei Varanus angiebt, dass sie kaudal von der Arteria facialis die Carotis externa verlässt, um den musc. depressor mandibulae mit arteriellem Blut zu versehen. Interessant ist es nun, dass ich dieses kleine Gefäss — allerdings nur als Ausnahme einmal unter einer grossen Anzahl von Fällen — durch den Stapes unmittelbar oberhalb von dessen Fussplatte gehen sah. Das grosse, in Folge dessen im Knorpel befindliche runde Loch machte den Stapes, zumal er überhaupt auch gedrungener aussah, wie es sonst der Fall war, ganz auffallend ähnlich dem Steigbügel der Säugethiere.

Als Vermuthung möchte ich es aussprechen, dass jene Arterie eher der Arteria stapedialis der Säuger zu vergleichen sei, wie die grosse Art. facialis (nach Versluys); letztere besitzt ausserdem bei Sphenodon-Embryonen meistens einen bedeutenderen Durchmesser wie der Stapes selbst, so dass eine Durchbohrung des letzteren durch sie schon aus diesem Grunde höchst unwahrscheinlich ist. Uebrigens scheint das Vorkommen der kleinen Arterie nicht konstant zu sein; ich habe sie mehrmals vermisst.

Venen. Die Vena lateralis (Grosser und Brezina) verläuft ganz parallel und dicht neben dem Hauptstamm des Facialis vom Foramen des letzteren dorsal und kaudal, medial von der Arteria facialis. Dieselbe überschreitet dorsal und medial den Stapes und wendet sich dann später rein kaudal. Indem ich die Aufnahme anderer Aeste übergehe, führe ich nur an, dass sie einen kleinen Venenstamm, die „Vena jugularis interna“, empfängt, welcher zusammen mit dem Vagus und

dem Glossopharyngeus den Schädel durch das Foramen jugulare verlässt. Nach Versluys fehlt dieselbe sowohl den erwachsenen Hatterien, als auch allen von ihm untersuchten Lacertiliern; nur Amphisbäna fuliginosa besitzt dieselbe. Grosser und Brezina beschreiben eine ähnliche Vene bei Lacerta-Embryonen und es ist bemerkenswerth, dass dieselbe auch bei Sphenodon-Embryonen vorkommt.

Bevor ich mich zur Schilderung der vier letzten Hirnnerven wende, welche nur theilweise Beziehungen zu den schallleitenden Organen haben, möchte ich noch kurz meine Auffassung der letzteren, besonders der Skeletttheile, auf Grund der vorstehenden Untersuchungen darlegen.

Ich halte die gesammte Anlage — Stapes, Extracolumella, Zungenbeinbogen — bei Sphenodon für eine durchaus einheitliche, die Verbindung dieser Theile für eine „primäre", das heisst also, ich sehe die ganze Anlage als aus dem Zungenbeinbogen entstanden an. Ich gelange zu dieser Ueberzeugung, trotzdem ich bei den jüngsten Stadien eine knorpelige Verbindung des Stapes in der Fenestra ovalis mit dem Labyrinth finde, und trotz des frühen Auftretens einer die spätere Trennungslinie zwischen Stapes und Extracolumella andeutenden geweblichen Veränderung der Knorpelzellen an dieser Stelle.

In Bezug auf den ersten Punkt weiss ich nichts Besseres anzuführen, als die Worte Gegenbauers (43. pag. 380): „Wenn wir aus vielen Beispielen wissen, wie im Contakt befindliche Skeletttheile untereinander in Concrescenz treten können, so ist die ontogenetische Verbindung des Operculums (in unserm Falle also der Fussplatte des Stapes! Sch.) mit dem Primordialkranium, oder vielmehr die Gemeinsamkeit der Anlage mit letzterem kein der Homodynamie entgegentretendes Faktum. Die Ontogenese bringt hier Theile zusammen in Anlage, welche differenten Ursprunges sind. Dieses verweist vielleicht auf einen alten Zusammenhang."

Bei Sphenodon finden wir auch sonst noch Fälle, in denen ursprünglich getrennte Theile des Knorpelskelettes zu bestimmten

Zeiten der Entwicklung mit einander verschmelzen, um später ihre distinkte Natur doch wieder zu dokumentiren, so z. B. am Becken und an den oberen Wirbelbögen. Dass eine derartige Concrescenz beim Stapes bereits in so früher Zeit eintritt, deutet nicht unwahrscheinlicher Weise darauf hin, dass die Anheftung des Hyoidbogens an das Knorpelkranium schon eine sehr alte Einrichtung ist.

Dem Auftreten andererseits einer Trennungslinie zwischen Stapes und Extracolumella, aus der sich bei Sphenodon nur eine bindegewebige Verbindung, bei anderen Reptilien ein Gelenk entwickelt, stelle ich dieselbe Erscheinung im Laufe der Rippenentwicklung an die Seite, wobei in einem ursprüngiich völlig einheitlichen, hyalinen Knorpelstück ebenfalls derartige Abgliederungen sich ausbilden.

Den Stapes von Sphenodon — von der Fenestra ovalis an bis zur Extracolumella — halte ich für homolog mit dem Stapes (Operculum + Columella) der Amphibien. (Nachträglich theile ich noch mit, dass ich hin und wieder auf der Grenze zwischen der breiten Fussplatte und dem sich darauf erhebenden stabförmigen Skelettstück Verschiedenheiten in den Knorpelzellen gefunden habe, welche den Gedanken nahe legen konnten, an der Fussplatte und dem eigentlichen Stapes zwei ursprünglich ebenso von einander abgegliederte Theile zu sehen, wie es thatsächlich die Columella und das Operculum der Amphibien sind. Meine Beobachtungen genügen aber zur Geltendmachung eines bestimmten Urtheils noch nicht, und ich bitte daher spätere Untersucher auf die Verhältnisse an der Basis des Stapes bei Reptilien ihr Augenmerk zu richten.

Als Extracolumella sehe ich die Platte an, welche sich von der Abgliederungsstelle des Stapes bis zu dem verdünnten Theil des Zungenbeinbogens unmittelbar distal von dem Tuberculum desselben erstreckt. An ihr sind jedoch zwei Theile zu unterscheiden, von denen ich den ersten als „Insertionstheil" mit dem Quadratum bezeichnet habe, und welcher in früheren Stadien von der übrigen Partie abgetrennt erscheint. Ganz gleich, ob weitere Untersuchungen die Ent-

stehung desselben direkt vom Quadratum aus werden nachweisen können oder nicht (das letztere ist mir allerdings bei den Sauropsiden das Wahrscheinlichere), so sehe ich in ihm jedenfalls eine sehr alte Verbindung zwischen Stapes und Quadratum und vergleiche ihn direkt mit dem bei Amphibien vorkommenden „Insertionstheil" der Columella mit dem Quadratum und speciell mit dem distalen Stück desselben, welches Peter bei Ichthyophis, Cope und Gaupp bei Anuren (hier vom Annulus tympanicus eingeschlossen) selbstständig verknorpeln sah.

Ich halte es für bedeutungsvoll, dass die Trennungslinie, welche ich bei den jüngsten Embryonen fand, unmittelbar an der Abgliederungsstelle des Stapes und der Extracolumella beginnt, sodass also auch bei Sphenodon dieser Insertionstheil (mit dem Quadratum) in direktem Zusammenhang mit dem Stapes steht. Bei einem Vergleich desselben mit der Extracolumella der Saurier kann es nicht zweifelhaft sein, dass er dem Processus internus (Versluys) = Infrastapediale (Parker) homolog ist; wenigstens ist das sicherlich mit dem Stück der Fall, welches, von den anderen durch das kreisrunde Foramen getrennt, sich nach der dorsalkaudalen Ecke des Quadratums hin erstreckt. Auch der Processus internus der Saurier geht von der Verbindungsstelle des Stapes mit der Extracolumella aus. Ein Nachweis, dass auch er während des Embryonallebens Zeichen einer Abgliederung aufweist, wäre von grosser Wichtigkeit.

Die zweite grössere Partie der Extracolumella betrachte ich als ohne Weiteres vergleichbar dem entsprechenden Stück der Saurier (dem „Insertionstheil" von Versluys) und erblicke in ihr den Theil (der den Amphibien noch fehlt), um welchen die Sauropsiden-Columella länger ist als die Columella der Amphibien, welche Ansicht auch Gaupp bereits früher und auch neuerdings wieder in einer seiner ausgezeichneten kritischen Zusammenstellungen ausgesprochen hat (37). An einer dem verdünnten Theile (hinter dem Tuberculum) des Zungenbeins bei Sphenodon entsprechenden Stelle hat bei den Sauriern die Loslösung dieses Abschnittes vom Hyoidbogen stattgefunden, und ich glaube, es ist eine interessante Erscheinung, dass an diesem Punkt, welcher sich nicht etwa als eine „sekundäre"

Verbindungsstelle des Zungenbeins mit den schallleitenden Skeletttheilen erweist, bei Sphenodon hin und wieder bereits die künftige Trennungslinie angedeutet ist, durch welche bei den Sauriern die völlige Abtrennung thatsächlich erfolgen wird.

Es will mir erscheinen, als ob bei dieser Auffassung Sphenodon nicht nur zur Klärung der Verhältnisse bei den Sauriern etc. dienen kann, sondern thatsächlich in mancher Hinsicht eine Brücke von den Amphibien zu den Reptilien schlägt.

Indem ich an dieser Stelle von einer weiteren Besprechung des Gehörorganes absehe, gehe ich nur noch auf den Ductus endolymphaticus etwas ein. Derselbe nimmt aus einem dorsal und kaudal von der Eintrittsstelle des Acusticus im Innern der Schädelhöhle befindlichen Foramen seinen Ursprung aus dem Labyrinth und stellt auf dem jüngsten von mir untersuchten Stadium eine dorsal-kaudalwärts sich erstreckende flaschenförmige Röhre dar, welche distal am meisten angeschwollen ist, schliesslich aber in eine kurze Spitze übergeht. Später entspringt er als dünner Gang aus dem Labyrinth, der dorsal, bei älteren Embryonen auch dorsal rostral, verläuft und sich bald ungemein erweitert. Die beiderseitigen Gänge bilden dann zwei voluminöse, fast die ganze Schädelhöhle oberhalb des Nachhirns ausfüllende Säcke, welche sich vorn dicht an das Hinterhirn anlegen und sich gegenseitig abplatten, ohne aber in Communikation miteinander zu treten. Von jedem Saccus endolymphaticus tritt ein Divertikel bis dicht an das Supraoccipitale heran und durchbohrt den Knorpel desselben in schräger Richtung nahe seiner vorderen Grenze. In jüngeren Stadien sehe ich durch dieses Foramen den ductus endolymphaticus ein wenig heraus- und in die darüber befindliche Muskulatur hineintreten: später ist das nicht mehr der Fall und in den ältesten Embryonalstadien sind die Löcher im Supraoccipitale bereits verwachsen.

Trotz ihrer starken Entwicklung erreichen der ductus und der saccus endolymphaticus also doch nicht die enorme Ausdehnung, die wir durch Wiedersheim zum ersten Mal bei den Ascalaboten kennen gelernt haben, bei denen die mit Kalkkrystallen angefüllten Säckchen bis in die Muskulatur des Nackens und des Schultergürtels sich erstrecken und bis zur ventralen Seite der Halswirbelsäule herabreichen können. Ich selbst kann

bei Gecco-Embryonen aus Samoa die gewaltige Ausdehnung jener Schläuche bestätigen.

Foramen Jugulare. Nervi IX, X, XI, XII· Cerv. I.

Zur Besprechung wähle ich hier wieder ein mittleres Entwicklungsstadium. Die Pleurooccipitalia sind in dieser Zeit noch verhältnissmässig gross und zeigen in ihrer Gestalt noch Aehnlichkeit mit Wirbelbogen. Jedes derselben sitzt mit breiter Basis dem Basioccipitale auf und legt sich in schwachem Bogen vorne an die Ohrkapsel aber nur mit seinem dorsalen Ende, sodass im Uebrigen zwischen diesen beiden Skeletttheilen ein weiter Zwischenraum frei bleibt. Siebenrock nannte denselben Foramen jugulare, und ich will diese Bezeichnung beibehalten, obgleich wir in jener Brücke viel mehr zu sehen haben wie nur ein Foramen jugulare. (Nebenbei bemerkt ist Siebenrock's Angabe, dass durch dieses Foramen der Nervus hypoglossus hindurchtritt, unrichtig, worauf bereits Osawa aufmerksam machte.)

Nicht weit von der ventralen Ecke des Foramen jugulare ist eine (anfangs längliche, später fast kreisrunde) Oeffnung der Labyrinthhöhle vorhanden zum Austritt des Ductus perilymphaticus, der einerseits nach dem Innern der Schädelhöhle zieht, um sich dort in dem subarachnoidalen Raume zu verlieren, andererseits zum voluminösen Saccus perilymphaticus anschwillt, der nach der ventralen Ecke des Foramen jugulare sich wendet, wo er unmittelbar unter der dieselbe lateral überspannenden, ziemlich straffen bindegewebigen Membran (die sich etwas nach Aussen vorwölbt), blind endet. Hierbei wird jedoch vermittelst ganz feiner Lücken, welche sich zwischen der Membran und der Schädelwand bis in das an dieser Ohrsphäre viel verbreitete, lockere Bindegewebe hinein erstrecken, die Möglichkeit frei gelassen, dort für die Perilymphe Platz zu schaffen, sobald in Folge eines durch den Stapes vermittelten Druckes auf die Fenestra ovalis dieselbe aus dem Labyrinth heraus in den Ductus und Saccus perilymphaticus gepresst wird. (Im Bindegewebe dieser ganzen Gegend befinden sich übrigens sehr viele lymphoide Zellen).

Ich stimme mit Versluys überein, dass das runde Loch, aus welchem der Ductus perilymphaticus aus der Labyrinthhöhle kommt, nicht (wie es von Hasse, Clason, Retzius, Siebenrock geschieht) als homolog mit der Fenestra rotunda

beim Huhn betrachtet werden darf, bei welchem die von der membrana tympani secundaria überspannte Oeffnung der knöchernen Wand des Recessus scalae tympani mit diesem Namen belegt wird. Nach Versluys ist aber bei Lacertilien ein völliges Homologon mit der Fenestra rotunda nicht vorhanden, da diese beim Huhn nur einen Theil, bei jenen jedoch die Gesammtheit des Foramen jugulare externum darstellt. Durch die Rückbildung der Vene (jugularis interna) konnte sich erst der Saccus perilymphaticus entwickeln und nach dem Foramen jugulare externum ausdehnen.

Bei Sphenodon findet Versluys ebenfalls keine Vena jugularis interna, aber trotzdem habe sich bei ihm, sagt er, der Saccus perilymphaticus nicht bis zum F. jugulare externum ausgedehnt, sondern der Canal für die Vene sei rückgebildet zu einer engen Röhre, die nur noch den Vagus und Glossopharyngeus enthielte. Wie wir sahen, ist das aber im embryonalen Zustand nicht der Fall; hier erstreckt sich der Saccus perilymphaticus wohl noch bis zum äusseren Foramen jugulare, trotzdem sich auch noch eine kleine Vene vorfindet; und daneben verlaufen auch 9., 10. und 11. Nerv dorsal durch denselben Canal, der durchaus nicht rückgebildet, sondern im Gegentheil recht geräumig ist. Die Verhältnisse sind in dieser Zeit auch noch völlig mit dem Huhn zu vergleichen, und man könnte Versluys' Schema für dieses (133, Fig. 96) fast direkt für Sphenodon Embryonen verwenden, sobald man sich nur die Knochenbrücken zwischen Fenestra rotunda, Vena jugularis interna und den Nerven fortdenkt.

Die ventral-rostrale Ecke der Lücke zwischen Labyrinth und Pleurooccipitale, dort wo sich der Saccus perilymphaticus anlehnt, ist demnach der Fenestra rotunda gleichzusetzen; nur hat dieselbe keine direkten Beziehungen mehr zur Paukenhöhle, da dieselbe in grösserer Entfernung von ihr bleibt; eine wirkliche membrana tympani secundaria existirt hier nicht.

Kaudal und dorsal von der Fenestra rotunda verläuft der N. glossopharyngeus zusammen mit dem vago-accessorius, und ganz dicht daneben (dorsal) die kleine vorher erwähnte Vene.

Unmittelbar an der Oberfläche des Schädels, aber so, dass es zum grössten Theil noch innerhalb des Foramen jugulare liegt,

finden wir ein grosses zweilappiges **Ganglion**, zu dem sich die zahlreichen Wurzeln des 9., 10. und 11. Nerven vereinigen. Diese Verbindung ist nicht etwa nur durch eine bindegewebige Hülle hervorgerufen, sondern im Ganglion findet unstreitig eine theilweise Vereinigung nervöser Bestandtheile der drei Nerven statt; trotzdem ist die Vermischung keine so intensive, als dass der Verlauf der einzelnen Nerven nicht doch verfolgt werden könnte. Einerseits liegt auf dem Ganglion der Strang des Glossopharyngeus, andererseits der des Accessorius oberflächlich und gut erkennbar darauf, sodass die weitaus überwiegende Masse desselben allein dem Vagus zuzurechnen ist.

Der Glossopharyngeus bildet, unmittelbar nachdem er sich von dem Vagusganglion definitiv getrennt hat, für sich allein ein kleines Ganglion (welches Osawa bei erwachsenen Sphenodon vermisst), von dessen distalem Ende die beiden früher bereits erwähnten kleinen Aeste zum Ramus communicans internus abgehen; darauf wendet er sich ventral, zieht dicht an dem rostralen Ende der Thymus (Thymus II, Maurer) vorbei, überschreitet kaudalwärts gehend die Vena jugularis lateral und kreuzt medial den Hypoglossus, um dann rostral zu seinem peripheren Verbreitungsbezirk zu gehen.

Dicht hinter dem Vagusganglion trennt sich der Accessorius vom Vagus; auf seinen weiteren peripheren Verlauf gehe ich hier nicht näher ein.

Der Vagus selbst wendet sich darauf in leichtem Bogen kaudal und etwas ventral und bildet dann, sich dicht einem Theil der Thymusdrüse anlegend (Thymus III, Maurer), ein ganz ausserordentlich grosses Ganglion (Ganglion nodosum vagi).

Ziemlich parallel mit ihm und ebenfalls dicht an der Thymus (dorsal von Thymus II, medial von Thymus III) verläuft der Sympathicus und schwillt kaudal vom Ganglion nodosum vagi ebenfalls zu einer beträchtlichen Verdickung an. —

In Kürze wende ich mich noch der Betrachtung der Wurzeln der Vagusgruppe zu. Es ist sehr misslich, eine genaue Zahl derselben anzugeben, da man keine Anhaltspunkte dafür hat, ob man es wirklich mit Wurzeln oder nur mit dicken Wurzelfäden zu thun hat.

Am meisten rostral liegt zunächst eine starke Nerven-

wurzel, die aus der Vereinigung von zwei (selbst drei bis vier) entstanden ist. Sie zieht in rostral-kaudaler und dorsal-ventraler Richtung und unterscheidet sich von allen übrigen durch ihre bedeutende Länge, da sie sich fast noch einmal so weit dorsal erstreckt wie die benachbarte. Es ist kein Zweifel, dass sie zum Glossopharyngeus gehört. Vor dem Eintritt in das grosse Vagusganglion ist sie zu einem Nervenstamm geworden, der sich häufig auch äusserlich noch auf dem Ganglion verfolgen lässt, wenn, wie gesagt, auch centralwärts eine Vermischung seiner Fasern mit den übrigen Componenten desselben stattfindet.

Auf ihn folgen die gleich langen Wurzeln des Vagus, welche fast rein dorsal-ventral verlaufen, dabei aber etwas nach dem Ganglion hin konvergiren. Zählt man sie in der Mitte ihres Verlaufs, so sind es vier (während es mehr proximal 5—6 sein können), die sich schliesslich kurz vor dem Ganglion zu zwei vereinigen.

Kaudal schliesst sich der Accessorius an, an dem man sofort eine Hauptwurzel unterscheiden kann, welche, seitlich vom Rückenmark und der Medulla gelegen, einen fast rein horizontalen (kaudal-rostralen) Verlauf nimmt, um erst kurz vor dem Ganglion zu demselben abzubiegen, auf (und in) welchem er ebenso verläuft wie der Glossopharyngeus.

Während die Hauptwurzel in der Mitte zwischen dem zweiten und dritten Spinalnerv zum grössten Theil verschwindet, geht ein kleinerer Theil derselben (hauptsächlich bei jungen Stadien gut zu verfolgen) bis zum vierten hinab, das heisst also viel weiter, als es sonst bei Reptilien beobachtet wurde.

Was seine Lage anbelangt, so befindet er sich zwischen der dorsalen (soweit eine solche vorhanden ist) und der ventralen Wurzel der Cervicalnerven, der ersteren am nächsten gelegen (also in Uebereinstimmung mit Fürbringer's und Gegenbauer's Angaben bei Reptilien; ich kann Lubosch's (77) Zweifel daran nicht recht verstehen).

Die Hauptwurzel empfängt eine Menge Nebenwurzeln, aber alle nur von der dorsalen Seite her. Die genaue Zahl derselben ist aus dem oben angeführten Grunde schwierig anzugeben; es können deren 9—12 sein. Lubosch (77) stellt als

Leitsatz auf: „Der Accessorius der Vögel und Reptilien entspringt im Bereiche des Rückenmarks stets segmental angeordnet. Jedem Cervicalnervenpaar entspricht eine Accessorius-Wurzel“. Eine solche Fassung ist für Sphenodon nicht zulässig, denn bei ihm ist eine derartige Metamerie jedenfalls verwischt; die Accessorius-Wurzeln entspringen hier nicht nur in der Gegend der Cervicalnerven-Wurzeln (von denen sie übrigens durchaus getrennt bleiben), sondern ebenso gut auch an den dazwischen gelegenen Abschnitten des Rückenmarks.

Unmittelbar ventral von dem Wurzelganglion des IX., X. und XI. Nerven tritt der XII., der Hypoglossus, aus der Schädelhöhle und zwar durch drei Foramina in dem basalen Theil des Pleurooccipitale. Nach dem Verschmelzen der Wurzeln zu einen Stamm geht derselbe zwischen Accessorius und Vagus dicht an der Gabelungsstelle dieser Nerven hindurch und wendet sich dann ganz ventral, den N. Sympathicus, die Thymus I, die Vena jugularis und den Glossopharyngeus lateral überschreitend. (Die Nerv. IX. bis XII. liegen übrigens nach dem Verlassen der Schädelhöhle in ihrem ersten Verlauf ganz dicht einander an wie die einzelnen Streifen einer Schnur und sind theilweise gleichsam ineinander gedreht.)

Doch wenden wir uns nochmals den Wurzeln des Hypoglossus zu. Nach der Fürbringer'schen Terminologie sind dieselben von vorne nach hinten mit den Buchstaben *a*, *b* und *c* zu bezeichnen. Rostral von diesen „Occipito-spinalen“ Wurzeln finde ich in bestimmten Entwickelungsstadien noch eine „occipitale“ nämlich *z* (*y* und *x* sah ich nicht). Es ist bemerkenswerth, dass ich dieselbe in den jüngeren Stadien noch nicht antraf, sondern erst in den mittleren, während sie bei noch älteren schon wieder verschwunden war. (Fürbringer fand bei Embryonen von Ptychozoon ein ähnliches Verhalten.) Die Stärke der Wurzeln nimmt von *a* nach *c* hin zu. An der inneren Schädelwand sind die Foramina für *a*, *b* und *c* stets von einander getrennt, bei älteren Embryonen verschmilzt der Gang für *a* und *b* aber bereits während seines Durchtritts durch den Knorpel, sodass dann *a* und *b* an der äusseren Schädelwand schon gemeinsam münden. Daraus erklärt es sich, dass Osawa bei erwachsenen Hatterien nur zwei Hypoglossus-Wurzeln angiebt.

Sehr beachtenswerth erscheint mir das Verhalten der

Wurzel c. Unmittelbar nach ihrem Austritt durch den Schädel gabelt sich dieselbe: während der eine Ast zum Stamm des Hypoglossus zieht, wendet sich der andere, und zwar bei jüngeren Embryonen der stärkere (der Schädelwand immer ganz dicht angeschmiegt), dorsal und etwas kaudal und vereinigt sich zwischen Proatlas und Pleurooccipitale mit einem dorsalen Ast des ersten Spinalnerven. Nach dieser Verbindung überschreitet er, dorsalwärts gehend, lateral den Proatlas, wendet sich ein wenig rostral, gelangt so auf den dorsalen Zipfel des Pleurooccipitale und verliert sich schliesslich in den tiefen Lagen der Nackenmuskulatur.

Ich wiederhole, dass in jüngeren Stadien dieser aus der c-Wurzel entspringende Verbindungsast sehr stark ist, und dass der eben beschriebene Nerv als eine direkte Fortsetzung von diesem und nicht von dem dorsalen Zweig des ersten Cervicalnerven erscheint. Später ändert sich dieses Verhältniss und der Verbindungsast wird schwächer im Gegensatz zum Spinalnerven.

Sehr häufig findet die Gabelung von c aber nicht erst nach dem Austritt aus der Schädelwand statt, sondern die Wurzel c erscheint bereits bei ihrem Abgang von der Medulla oblongata getheilt (vergleiche auch die Abbildungen in Fürbringer (31) von Platydactylus und Jacare, Taf. VII, Fig. 15 u. 18); es durchziehen also in diesem Fall zwei Nervenstämme das Foramen c, von denen der eine sich zum Hypoglossus, der andere zum Proatlas und zur Verbindung mit dem Cerv. I wendet; wir haben dann also: z, a, b, c_1 und c_2 zu unterscheiden. Mir drängt sich dabei die Vermuthung auf, dass diese starke Entwickelung von c_2 im Zusammenhang steht mit der Existenz des Proatlas.

Es erübrigt schliesslich noch im Anschluss daran den embryonalen Verlauf des ersten Spinalnerven zu betrachten. Derselbe tritt etwas ventral von der Stelle zu Tage, wo sich der Proatlas an dem ersten Wirbelbogen befestigt. (Eine dorsale Wurzel vermisste ich bei Cerv. I stets, bei Cerv. II dagegen konnte ich dieselbe in jungen Stadien hin und wieder noch als feines Fädchen nachweisen.) Sofort giebt er einen ventralen Ast ab, der sich nach kurzem Verlauf gabelt; der eine Zweig geht gleich in den Musc. basioccipitale-vertebralis, der zweite läuft kaudal bis in die Gegend der Clavicula.

Die übrigen Aeste des Cerv. I sind dorsale; von ihnen geht der erste etwas kaudal und zusammen mit dem Hauptast der Cervicalis II in den Musc. ileocostalis; der zweite wurde bereits oben beschrieben, er ist derjenige, welcher sich mit c_2 vereinigt, um über den Proatlas u. s. w. hinweg zur tiefen Nackenmuskulatur zu gehen. Der dritte giebt kurz nach seiner Trennung zwei kleine Seitenzweige ab, zieht dann lateral von c_2 rostral bis in die Nähe des Wurzelganglion des Vagus, schickt dort einen dünnen Verbindungsast zum Hypoglossus (zu c_1) ab und verläuft dann ziemlich parallel mit den anfangs dicht aneinander gelagerten Nerven IX—XII, um in den tiefen Muskeln des Schädels medial vom Musculus depressor mandibulae zu verschwinden.

Schliesslich fasse ich noch einmal die verschiedenen Arten der Knochenbildung bei Sphenodon zusammen, indem ich bezüglich der Einzelheiten auf die betreffenden Stellen in obiger Arbeit verweise.

Functionell ersetzt wird der Knochen durch Knorpel, in dessen centralen Theilen sich Kalk in Knollenform ablagert. In diesem Zustand verharren einige Carpal- und Tarsalknorpel während des ganzen Lebens; auch die Suprascapula, die dem Episternum zugewendeten Theile des Coracoids, das Sternum, die distalen Rippenenden, die Processus uncinati, das „Epibubis und Hypoischium", der grösste Theil des Zungenbeins, sowie wahrscheinlich auch der Zwischenwirbelkörper am Schwanzende ganz alter Individuen gehören hierher.

Während in allen diesen Fällen der Knorpel durch jene Kalkablagerung weiter nicht verändert wird, geschieht das bei der Verkalkung des primären Wirbels (der direkt aus dem bindegewebigen Stadium in den knorpeligen und dann in den knöchernen Zustand übergeht); eine derartige Veränderung tritt auch ein bei den grossen blasigen Zellen der medialen Wirbelbogenbasen und allen von perichondralen Knochenlamellen eingeschlossenen Knorpelstücken (an den Bogen-, Rippen-, Schädel- und Extremitätenknochen etc.), sowie, wenn auch nur in ganz geringem Maasse, bei den Carpal- und Tarsalknorpeln in einem auf die Einlagerung von Kalkknollen folgendem Stadium. Hier muss, wenn man aus den Farbenreaktionen einen

Schluss ziehen darf, die Grundsubstanz nicht nur verkalkt, sondern in ihrer Konstitution bereits dem Knochen ähnlich geworden sein.

Diese Art von directer Verknöcherung ist mit Ausnahme des primären Wirbels, welcher während des ganzen Lebens in diesem Zustand (ohne Markbildung) verbleibt, ein vorübergehendes Stadium, da ein derartig verkalkter Knorpel zum grössten Theil bei der Markbildung wieder resorbirt wird. Daher ist jener Prozess nur als Begleiterscheinung bei der Bildung der ächten Knorpelknochen zu betrachten. Zu diesen gehören die Wirbel, Rippen, fast alle Extremitätenknochen, die Scapula, das Coracoid, der Beckengürtel und die beim Schädel aufgeführten Knorpelknochen.

Beim Beginn der Entwicklung eines Knorpelknochens bekommt der Knorpel zunächst einen äusseren, dünnen Belag von Knochensubstanz; jene Knochenlamellen entstehen aber nur durch einen Funktionswechsel des Perichondriums; dasselbe kann an einer Stelle noch Knorpel abscheiden, während es an einer anderen bereits Knochen bildet; ganz allmähliche Uebergänge führen von dem einen Vorgang zum anderen. Keinesfalls aber sind jene oberflächlichen Knochenschichten, die auch im Innern des Neuralkanals der Wirbel und der Schädelhöhle auftreten, als Deckknochen zu betrachten, welche etwa ihre Lage als Hautknochen verlassen haben, um sich dem Knorpel anzufügen.

Von jener oberflächlichen Schicht aus beginnt die eben erst vorher erwähnte direkte Verknöcherung und greift auch auf die Zellen im Innern des Knorpels über, womit gleichzeitig die Markbildung ihren Anfang nimmt.

In embryonaler Zeit findet bei Sphenodon nur ein perichondrales Wachsthum des Knochens, kein entochondrales statt. Dagegen tritt letzteres später an der Mehrzahl der Carpal- und Tarsalknochen auf und wird wahrscheinlich auch in den Wirbeln und anderen Knorpelknochen längere Zeit nach dem Ausschlüpfen beginnen, wenn auch nur in geringem Grade.

Bei den Carpalknochen, an welchen ich diese Art der Ossifikation selbst beobachtete, wurde es mir wahrscheinlich, dass dieselbe einerseits in der unmittelbaren Nachbarschaft des perichondrischen Knochens beginne, um von dort nach dem Inneren vorzuschreiten, andererseits dass dabei die Knorpelzellen selbst die Funktion übernehmen, Knochenmasse abzuscheiden.

Der gesammte Knorpelknochen von Sphenodon — in wie weit das auch für andere Vertebraten Geltung hat, würde noch nachzuweisen sein — wäre demnach nur durch die eigene Thätigkeit des Knorpels gleichsam aus sich selbst heraus entstanden und nicht mit Hülfe ursprünglich ihm fremder Elemente, wie es vom Integument her eingewanderte Knochenplatten oder einzelne Scleroblasten sein würden.

Haut-Knochen (Deck-Beleg-secundäre Knochen). Clavicula, Episternum, Bauchrippen und die am Schädel aufgezählten Deckknochen. Alle haben die gleiche Art und Weise der Entstehung, auf die ich nicht nochmals eingehen will. Wenn ich dabei auf eine gewisse Aehnlichkeit zwischen dem Prozess der Knorpel- und Hautknochenentwicklung hinwies, so glaube ich, thue ich damit der wohlbegründeten Lehre von der Herleitung der letzteren aus Hautzähnen durchaus keinen Abbruch. Andererseits sind aber auch wieder übereinstimmende Erscheinungen bei der Bildung von Knorpelknochen und Hautknochen zur Genüge vorhanden.

Bei Sphenodon treten die Hautknochen nur sehr selten mit dem Knorpel oder den Knorpelknochen in eine derartige Verbindung, dass sie dieselben beträchtlich beeinflussen; meistens bleiben beide Elementen noch so von einander getrennt, dass sie ihre Selbständigkeit bewahren. Nur das Parasphenoid legt sich mit seinen kaudalen Enden so fest über das Basisphenoid, und der hintere Abschnitt des Pterygoids so innig an den schaufelförmigen kaudalen Theil des Quadratums, dass diese Knochenpartien völlig miteinander verwachsen und später nicht mehr auseinander zu halten sind.

Literatur-Verzeichniss.

Es ist einleuchtend, dass ich bei einem so weiten Gebiet, wie es das in vorliegender Arbeit behandelte ist, nicht die gesammte Literatur gelegentlich dieser Mittheilung aufführen kann. Das nachstehende Verzeichniss macht daher auch durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

1. Bardeleben, K., Praepollex und Praehallux. Verh. Anat. Ges. III. Berlin 1889.
2. Baur, G., Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Zool. Anz. 1885.

3. Derselbe, Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886.
4. Derselbe, Die zwei Centralia im Carpus von Sphenodon und die Wirbel von Sphenodon und Gecko verticillatus. Zool. Anz. 1886.
5. Derselbe, Osteologische Notizen über Reptilien. I. und II. Zool. Anz. 9. 1886.
6. Derselbe, Ueber den Proatlas einer Schildkröte. (Platypeltis spinifer.) Anat. Anz. Bd. 10. 1895. (Siehe hier auch die weitere Literatur über den Proatlas!)
7. Derselbe, Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbelthiere. Anat. Anz. Bd. 10. 1895.
8. Derselbe, The Stegocephali. Anat. Anz. Bd. XI, 1896.
9. Derselbe, Ueber die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.
10. Derselbe, Das Gebiss von Sphenodon etc. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.
11. Bayer, Ueber die Extremitäten einer jungen Hatteria. Sitzb. Ak. Wien. Bd. 90. 1885.
12. Bemmelen, J. F. van, Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. I. Anatomischer Theil. Amsterdam 1888.
13. Derselbe, Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröte. C. R. Congr. Zool. Leyde 1895.
14. Blessig, E., Halswirbelsäule der Lacerta vivipara. Dorpat 1885.
15. Born, G., Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morphol. Jahrb. II. 1877.
16. Derselbe, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. I., II. III. Morph. Jahrb. V, VIII. 1879, 1885.
17. Derselbe, Nachträge zu „Carpus und Tarsus“. Morphol. Jahrb. VI. 1880.
18. Carlsson, A., Ueber den Zahnersatz bei Agama colonorum. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.
19. Cartier, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.
20. Claus, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitzb. Ak. Wien. 1876.
21. Corning, H. K., Ueber die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. 17. 1891.
22. Davison, A., A preliminary Contribution to the development of the Vertebral Column and its Appendages. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898.
23. Ebner, V. v., Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzb. Akad. Wien Bd. 97. 1888.
24. Derselbe. Ueber die Chordascheiden der Fische. Verh. d. Anat. Gesellsch. Bd. 10. 1896.
25. Derselbe, Ueber die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitzb. Ak. Wien Bd. 105, Abth. III. 1896.

26. Emery, C., Accessorische und echte Skelettstücke. Anat. Anz. Bd. 13. 1897.
27. Derselbe, Die fossilen Reste von Archegosaurus und Eryops und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmaassenskeletts. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
28. Fischer, E., Beiträge zur Kenntniss der Nasenhöhle und des Thränennasenganges der Amphisbäniden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55. 1900.
29. Field, H. H., Bemerkungen über die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. 22. 1895.
30. Froriep, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistopheus und der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883 und 1886.
31. Fürbringer, M., Ueber die Spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Leipzig 1897.
32. Gadow, H., On the evolution of the vertebral Column of Amphibia and Amniota. Phil. Trans. Vol. 187. 1897.
33. Gaupp, E., Zur Kenntniss des Primordialkraniums der Amphibien und Reptilien. Verh. d. Anat. Ges. zu München. 1891.
34. Derselbe, Die Columella der kionokranen Saurier. Anat. Anz. Bd. 6. 1891.
35. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbelthier-Schädel. Morphol. Arb. Bd. 4. 1895.
36. Derselbe, Die Metamerie d. Schädels. Ergeb. d. Anat. Bd. 7. 1897.
37. Derselbe, Ontogenie und Philogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbelthieren. Ergeb. d. Anat. Bd. 8. 1898.
38. Derselbe, Ueber das Primordialkranium von Lacerta agilis. Verh. d. Anat. Ges. 1898.
39. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechsenschädels. Ber. d. Ges. Freiburg Bd. 10. 1898.
40. Gegenbauer, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
41. Derselbe, Untersuchungen über vergleichende Anatomie der Wirbelthiere 1. H. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
42. Derselbe, Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. II. 1877.
43. Derselbe, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd. 1. 1898.
44. Göppert, E., Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895.
45. Derselbe, Zur Kenntniss der Amphibienrippen. Morphol. Jahrb. 22. 1895.
46. Derselbe, Morphologie der Amphibienrippen. Festschr. f. C. Gegenbauer. 1896.
47. Göppert, F., Erläuternde Bemerkungen zur Demonstration an

Präparaten über die Amphibienrippen. Verh. d. deutsch. zool. Ges. auf der 8. Jahresversammlung 1898.
48. Götte, A., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877.
49. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15. 1878.
50. Derselbe, Ueber die Zusammensetzung der Wirbel b. d. Reptilien. Zool. Anz. Bd. 17. 1894.
51. Derselbe, Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1897.
52. Derselbe, Ueber die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes der Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.
53. Goldstein, H., Beiträge zur Kenntniss des Eizahns bei den Reptilien. Frankfurt a. M. 1890.
54. Grassi, B., Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. Morph. Jahrb. VIII. 1882.
55. Grosser, O. und Brezina, E., Ueber die Entwicklung der Venen des Kopfes und des Halses bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. 23. 1895.
56. Günther, Contributions to the Anatomy of Hatteria. Phil. Transact. 1867.
57. Haller, B., Vom Bau des Wirbelthiergehirns II. Theil. Morph. Jahrb. Bd. 28. 1900.
58. Hasse, C., Die Histologie fossiler Reptilwirbel. Morphol. Jahrb. IV. 1878.
59. Hatschek, Die Rippen der Wirbelthiere. Verh. d. anat. Ges. III. Berlin 1889.
60. Hertwig, O., Ueber das Zahnsystem und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. XI. Suppl. 1874.
61. Derselbe, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1898.
62. Hoffmann, C. K., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zoologie Bd. IV. 1879.
63. Derselbe, Reptilien in Bronn's Klassen und Ordnungen. 1890.
64. Jaekel, O., Die Organisation von Archegosaurus. Zeitschr. d. deutsch. geol. Gesellsch. 1896.
65. Kapsammer, G., Knorpelentzündungsbilder. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.
66. Derselbe, Die periostale Ossification. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.
67. Kehrer, G., Beiträge zur Kenntniss des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Ber. d. Nat. Ges. Freiburg Bd. 1. 1886.

68. Klaatsch, H., Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.

69. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule I. Ueber den Urzustand der Fischwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. 19. 1893.

70. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. II. Ueber die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei den Fischen. Morph. Jahrb. Bd. 20. 1893.

71. Derselbe, Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894.

72. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. III. Zur Phylogenese der Chordascheide und zur Geschichte der Umwandlungen der Chordastruktur. Morph. Jahrb. Bd. 22. 1895.

73. Kölliker, A., Studien über die normalen Resorptionen des Knochengewebes. Erinnerungen aus meinem Leben. Leipzig 1899.

74. Kollmann, J., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

75. Legal, E., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1882.

76. Levi, G., Beitrag zum Studium der Entwicklung des knorplichen Primordialkraniums des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55. 1900

77. Lubosch, W., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Ursprung und die Phylogenese des N. accessorius Willisii. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899.

78. Männer, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 66. 1899.

79. Martin, P., Die Entwicklung des 9. bis 12. Kopfnerven bei der Katze. Anat. Anz. Bd. 6. 1891.

80. Masslow, Gr., Einige Bemerkungen zur Morphologie und Entwicklung der Blutelemente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.

81. Maurer, F., Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morph. Jahrb. Bd. 27. 1899.

82. Mehnert, E., Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels der Emys lutaria taurica. Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.

83. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung des Os hypoischium (Os cloacae aut.), Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei der Eidechse. Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891.

84. Michaelis, L., Beiträge zur Kenntniss der Milchsekretion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.

85. Murray, J. A., The vertebral Column of certain primitive Urodela. Anat. Anz. Bd. 13. 1897.

86. Nykamp, A., Beitrag zur Kenntniss der Struktur des Knorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877.

87. Osawa, Gakutaro, Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.

88. Derselbe, Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
89. Derselbe, Ueber die Stellung der Hatteria punctata in der Thierreihe. Verh. d. Anat. Gesell. in Kiel. 1898.
90. Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. Part. I. Phil. Trans. Vol. 167. 1878.
91. Derselbe, On the structure and development of the skull in the Common Snake. Phil. Trans. Vol. 169. 1879.
92. Derselbe und Bettany, Die Morphologie des Schädels. Uebersetzt von Vetter. Stuttgart 1874.
93. Derselbe, On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Part. I. Phil. Trans. Vol. 170. 1880.
94. Peter, K., Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz. Bd. 10. 1895.
95. Derselbe, Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von Ichthyophis glutinosus. Morph. Jahrb. Bd. 25. 1897.
96. Platt, Julia B., The development of the Cartilaginous Skul etc. in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. 25. 1897.
97. Rabl, R., Theorie des Mesoderms. II. Morph. Jahrb. Bd. 19. 1893.
98. Ranvier, L., Technisches Lehrbuch der Histologie. Leipzig 1888.
99. Rathke, H., Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
100. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg 1853.
101. Röse, C., Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. 7. 1892.
102. Derselbe, Die Zahnentwicklung am Chamäleon. Anat. Anz. 1893.
103. Derselbe, Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrüse von Crocodilus porosus. Anat. Anz. 1893.
104. Derselbe, Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
105. Rosenberg, E., Handskelett der Emys lutaria. Morphol. Jahrb. Bd. 18. 1891.
106. Schaffer, J., Ueber das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im Allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
107. Derselbe, Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.
108. Schauinsland, H., a) Zur Biologie der Hatteria. b) Beiträge zur Entwicklung der Hatteria. Sitzb. d. Akad. Berlin 1898.
109. Derselbe, Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. XV. 1899.
110. Derselbe, Embryonen von Sphenodon etc. Demonstration. Verh. d. deutsch. zool. Gesell. auf der 9. Jahresversammlung zu Hamburg 1899.

111. Scheel, C., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morph. Jahrb. Bd. 20. 1893.
112. Schmidt, L., Untersuchungen zur Kenntniss des Wirbelbaues von Amia calva. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.
113. Schöney, L., Ueber den Ossifikationsprozess bei Vögeln und die Neubildung von rothen Blutkörperchen an der Ossifikationsgrenze. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
114. Schultze, O., Ueber embryonale und bleibende Segmentirung. Verh. d. Anat. Gesell. 10. 1896.
115. Seydel, O., Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 22. 1895.
116. Sewertzoff, A., Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. Soc. Moscou. Tome IX. 1896.
117. Siebenrock, F., Zur Kenntniss des Kopfskeletts der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Ann. Hofmus. Wien Bd. 7. 1892.
118. Derselbe, Zur Osteologie des Hatteriakopfes. Sitzb. d. Ak. Wien Bd. 102. 1893.
119. Derselbe, Das Skelett von Brokesia superciliaris, Kuhl. Sitzb. d. Ak. Wien Bd. 102. 1893.
120. Sixta, O., Vergleichend-osteologische Untersuchung über den Bau d. Schädels von Monotremen u. Reptilien. Zool. Anz. Bd. 23. 1900.
121. Sluiter, C. Ph., Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 20. 1893.
122. Solger, Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung. Morphol. Jahrb. I. 1876.
123. Spuler, A., Ueber die Verbindungskanälchen der Höhlen der Knochenzellen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
124. Spurgat, F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Thiere. Morph. Arb. Schwalbe. Bd. 5. 1896.
125. Stephan, P., Recherches histologiques sur la structure des corps vertébraux des Poissons téléostieus. Arch. Anat. Mic. Paris. Tome 2. 1898.
126. Stieda, L., Studien über die Entwicklung der Knochen und des Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.
127. Stöhr, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33. 1879.
128. Derselbe, Zur Entwicklungsgesch. des Anurenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1881.
129. Strasser, H., Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morph. Jahrb. Bd. 5. 1879.
130. Strelzoff, Ueber die Histogenese der Knochen. Unters. Pathol. Inst. Zürich. Leipzig 1873.
131. Derselbe, Ungleichmässiges Wachsthum als formbildendes Prinzip der Knochen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.

132. Thilenius, G., Accessorische und echte Skelettstücke. Anat. Anz. Bd. 13. 1897.
133. Versluys, Jan, Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 12. 1899.
134. Wiedersheim, R., Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 3. 1877.
135. Derselbe, Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. 3. 1877.
136. Derselbe, Ueber die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. 1889.
137. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1898.
138. Wijhe, J. W., van, Ueber das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederländ. Archiv f. Zoologie Bd. 5.
139. Zittel, K. v., Handbuch der Paläontologie Bd. 3. Vertebrata. München und Leipzig 1887—1890.
140. Zwick, W., Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Entwicklung der Amphibiengliedmaassen, besonders von Carpus und Tarsus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1898.

Erklärung der Tafeln XXXII, XXXIII und XXXIV.

Tafel XXXII.

Auf dieser Tafel ist der erste Theil der Schwanzwirbelsäule eines Sphenodon-Embryos dargestellt, welcher kurz vor dem Ausschlüpfen stand, und zwar sowohl von unten (Fig. 1), als auch von der Seite betrachtet (Fig. 2). Vergrösserung etwa 8 ×. Die Zeichnungen sind nach Präparaten angefertigt, welche kurze Zeit trocken gelegen hatten und dann in ein Gemisch von Alkohol und Glycerin gebracht wurden, wodurch die äussern dünnen Knochenlamellen des sekundären Wirbels theilweise so durchsichtig geworden waren, dass darunter der primäre Wirbel mit voller Deutlichkeit erkennbar war. Die einzelnen Buchstaben bezeichnen Folgendes:

Br = Beckenrippen.
Sr = Schwanzrippen.
d Srs = Stümpfe von doppelten Schwanzrippen.
pr W = Primärer Wirbelkörper.
s W = Sekundärer Wirbelkörper.
u B = Untere Bogen.
ZW = Zwischenwirbel.
Chk = Verknöcherte Chorda.
Ml = Marklöcher.
BN = Nath zwischen den oberen Bogen und den Wirbelkörpern.

RN = Nath zwischen den Rippen und den Wirbelkörpern.
F = Furche, welche die ehemalige Zweitheilung der Wirbelkörper, Bogen und Rippen andeutet.

Dargestellt sind zwei Becken- und acht Schwanzwirbel, sowie zwei Beckenrippen, sieben Schwanzrippen und (am 10. Wirbel) zwei Rippenstümpfe.

Der primäre Wirbel ist überall deutlich erkennbar; nur an den beiden Wirbelenden ist er mit den Bogenbasen fest verbunden.

Die Zwischenwirbel erscheinen an diesem Trocken-Präparat nur als schmale Scheiben.

Die unteren Bogen sind an vier Wirbeln (vorne) zunächst nur als vier Paar kleine, unscheinbare, dem Zwischenwirbel aufsitzende, linsenförmige Verknöcherungen vorhanden; darauf folgen kaudalwärts ein Paar Knochenstäbe und schliesslich fünf Paar geschlossene Bogen, welche einen langen Dornfortsatz besitzen.

An der ersten Beckenrippe kann man die beginnende Drehung von der dorso-ventralen in die kranial-kaudale Stellung beobachten; die übrigen Rippen sitzen fast genau auf der Nath zwischen den oberen Bogen und den Wirbelkörpern.

Tafel XXXIII.

Die Abbildungen sind nach Photographien gemacht worden, welche von einem nach der Born'schen Plattenmodellirmethode angefertigten Modell genommen wurden, nachdem von diesem der Unterkiefer und das Visceralskelett mit Ausnahme eines Theiles des ersten Zungenbeinbogens entfernt war. Der modellirte Schädel gehörte zu einem Embryo mit einer Schädellänge zwischen 4 und 5 mm und wurde in 60 facher Vergrösserung hergestellt. Die Abbildungen sind etwa auf ein Drittel der Grösse dieses Modells verkleinert.

Fig. 3 zeigt den Schädel genau in seitlicher Lage. Fig. 4 von unten und Fig. 5 von oben, jedoch etwas nach rechts hin um seine Längsaxe gedreht.

Modellirt wurden nur Knorpel und Knochen, dagegen nicht die bindegewebigen „Anlagen".

Die Deck- oder Hautknochen sind in einem sehr dunklen Farbenton dargestellt; Knorpelknochen sind noch keine vorhanden.

Die Nummern bezeichnen Folgendes:

1. Gegend des späteren Basi-Occipitale.
2. Pleuroccipitale (Siebenrock).
3. Gegend des späteren Basisphenoids.
4. Pterygoidfortsätze des Basisphenoids.
5. Alisphenoid.
6. Gegend des späteren Prooticums (Osawa) = Alisphenoid (Günther) = Otosphenoid (Siebenrock).
7. Opisthoticum (Osawa) = Paroccipitale (Siebenrock) = Lateralprocess des Exoccipitale (Günther) = Processus paroticus der Autoren.

8. Orbitosphenoid.
9. Septum interorbitale.
10. Septum nasale.
11. Untere Trabekel = Rathke'sche Schädelbalken.
12. Quadratum.
13. Columella = Antipterygoid (Gaupp).
14. Processus pterygoideus des Quadratums.
15. Transversaler Abschnitt desselben.
16. Processus palatinus des Quadratums.
17. Hinterwand der Nasenkapsel (siehe pg. 807).
18. Paraseptalknorpel (Spurgat, Seydel).
19. Caudales Ende der Paraseptalknorpel.
20. Processus maxillaris posterior (Solger, Gaupp).
21. Erster Zungenbeinbogen.
22. Tuberculum auf dem Zungenbeinbogen.
23. Stapes.
24. Stapesplatte.
25. Extracolumella.
26. Kaudal-dorsaler Abschnitt des Insertionstheils der Extracolumella (mit dem Quadratum).
27. Ventral-rostraler Abschnitt des Insertionstheils der Extracolumella (mit dem Quadratum).
27a. Grenze zwischen Stapes und Extracolummella.
(Bei 26, 27 und 27a sind die Trennungslinien der einzelnen Knorpelstücke absichtlich übertrieben stark angegeben, in Wirklichkeit sind dieselben äusserlich gar nicht zu sehen; auch die einzelnen Knorpelstücke der Extracolumella sind an dem Modell etwas zu plump.)
28. Squamosum = Mastoid (Günther) = Paraquadratum (Gaupp).
29. Quadrato-Jugale (Baur) = Tympanicum (Osawa) = Quadrato-Maxillare (Gaupp).
30. Postfrontale (Günther).
31. Postorbitale (Gaupp) = Jugale superius (Osawa).
32. Jugale (Cope) = Jugale inferius (Osawa) = Zygomatic (Günther).
33. Maxillare superius.
34. Praemaxillare.
35. Praefrontale.
36. Frontale.
37. Stelle, an der sich später die Parietalia anlegen werden.
38. Transversum (Osawa) = Ectopterygoid (Günther.)
39. Pterygoid.
40. Palatinum.
41. Vomer.
42. Drei foramina zum Durchtritt der Hypoglossus-Wurzeln.
43. Stelle, wo die kleine Vene sowie die Nerv. IX—XI heraustreten (= foramen rotundum).

44. Lage des vorderen und hinteren Acusticusganglions.
45. Austritt des Nerv. Facialis.
45a. Durchtrittsstelle des Nerv. Abducens.
46. Lage des Trigeminusganglions (Ganglion Gasseri).
47. Durchtritt des Nerv. Oculomotorius.
48. Fenster, durch welches der Nerv. Trochlearis austritt.
49. Lage des Nerv. Opticus.
50. Durchtrittsstelle des Nerv. Olfactorius.
51. Foramen jugulare (Siebenrock).
52. Foramen perilymphaticum.
53. Fenster für die Hypophysis.
54. Trennungsstelle der beiderseitigen Parachordalia durch die Chorda.
55. Grössere Oeffnung in der Basalplatte in der Nähe des vorderen Chorda-Endes.
56. Stelle, an der sich die Paukenhöhle zwischen Stapes und Zungenbeinbogen hineinschiebt.
57. Stelle, wo sich die Paukenhöhle zwischen Stapes und Quadratum hineinschiebt.
58. Grosses Fenster in der oberen Nasenwand.
58a. Foramen in der oberen Nasenwand zum Durchtritt des Nerv. lateralis narium.
59. Kleines rundes Foramen zwischen den beiden Stücken des „Insertionstheils“ der Extracolumella (mit dem Quadratum).
60. Spalt zwischen dem Septum interorbitale und den unteren Schädeltrabekeln.
60a. Trennungslinie zwischen dem Septum interorbitale und den Seitenwänden der Gehirnkapsel (Orbitosphenoid und „Canalis olfactorius“).
61. Quere Knorpelspange am rostralen Ende der Basalplatte.
62. Dünne Knorpelspange zwischen dem Orbitosphenoid und dem kaudalen Ende der Seitenwand, des „Canalis olfactorius“.
63. Aeussere Nasenöffnung (Vorhöhle).
64. Vorderster Theil der Schädelkapsel (Canalis olfactorius).
65. „Obere Trabekel“.

Tafel XXXIV.

Fig. 6. Einige Wirbel aus der mittleren Schwanzregion eines kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryos (desselben, von welchem die vordere Schwanzpartie auf Fig. 1 und 2 abgebildet wurde). Vergrösserung etwa 9×.

a = Craniale Wirbelhälfte (= kaudaler Sclerotomabschnitt).
b = Kaudale Wirbelhälfte (= cranialer Sclerotomabschnitt).
zw = Zwischenwirbel.
ob = Neuralbogen.
ub = Unterer Bogen.
ps = Processus spinosus auf dem hinteren Neuralbogentheil.

f = Furche, welche sowohl den oberen Bogen als auch den Wirbelkörper in zwei Hälften zerlegt.
bn = Naht zwischen Bogen und Körper.

Fig. 7. Das distale Ende mehrerer Rippen eines Embryos mittleren Alters. Die Abgliederung des letzten Endabschnittes hat in dem bis dahin ganz einheitlichen Knorpel bei zwei Rippen noch gar nicht begonnen, bei der dritten ist die erste Spur davon zu sehen und bei den drei letzten ist sie bereits erfolgt. Das Präparat zeigt auch die Entwickelung des flügelförmigen Fortsatzes auf der einen Seite.

Fig. 8. Das distale Ende einer Rippe eines älteren Embryos. Auch an der vorderen Seite hat sich jetzt eine flügelartige Verbreiterung gebildet. Proximal von der Abgliederungsstelle ist bereits eine rindenförmige Knochenlamelle um den Rippenknorpel aufgetreten.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein Stück einer Bauchrippe von einem älteren Embryo. Vergr. 300 mal.

An die zum grössten Theil noch bindegewebige Bauchrippe setzen sich beiderseits Muskelfibrillen (*m*) an. Man erkennt an der Rippe die sehr dichtgedrängten länglichen Zellkerne und dazwischen zarte Längsfasern; nach der Peripherie hin werden die Kerne etwas spärlicher und die Bindegewebsfasern stärker und es beginnt sich damit eine Art von Periost zu bilden. Nur in einem Theil der bindegewebigen Rippe hat sich die axiale, keilförmig zulaufende Knochenmasse (*o*) angelegt; vorläufig sind erst wenige Zellen (*ob*) in das Innere derselben gelangt.

Fig. 10. Bauchrippe, etwas älter wie die vorhergehende, im Querschnitt. Vergr. 300 mal.

Die axiale Knochenmasse (*o*) ist fast noch völlig ohne Zellen; nur eine der ehemaligen Bindegewebszellen befindet sich bereits im Innern derselben und beginnt sich zur richtigen Knochenzelle umzuwandeln.

Fig. 11. Schultergürtel und Sternum eines recht jungen Embryos (desselben, von dem die Abbildungen des Schädelmodells gegeben wurden). 10 mal vergrössert.
sc = Scapula.
co = Coracoid.
(Beide noch eine einheitliche Platte darstellend.)
ac = Acromion.
Cl = Clavicula, an deren mittlerem Theil kaudalwärts die Anlage des Episternums — von der jetzt noch nichts zu bemerken ist — beginnen wird.
st = Sternalhälften, noch wenig abgesetzt von der Scapula-Coracoidplatte.
$c_{9, 10, 11, 12}$ = Rippen, von denen die 9. und 10. fest,

die 11. lose und die 12. noch gar nicht mit dem Sternum verbunden ist. Bei ganz alten Exemplaren findet sich zwischen der 12. Rippe und dem Sternum eine Sehnenverbindung. Die 8. Rippe, welche ebenfalls ganz in der Nähe des Sternums endet, ist nicht gezeichnet.

Fig. 12 und 13. Zwei Querschnitte durch die Clavicula eines älteren Embryos. Vergr. 65 mal.
ob = Knochenzellen.
m = Markzellen.
v = Blutgefässe
p = Periost.

Fig. 14. Querschnitt durch eine junge Claviculaanlage, in welcher sich nach dem Acromion hin überhaupt noch kein Knochen gebildet hatte; wir haben es hier also mit den ersten Stadien der Knochenentwickelung in der anfangs bindegewebigen Claviculaanlage zu thun. An der Peripherie derselben beginnen sich einige Zellen abzuflachen und stellen das erste Anzeichen des späteren Periosts (*p*) dar. (Vergr. Zeiss, Apoch. 8. Oc. 4).

Fig. 15. Theil eines Querschnitts durch die Claviculaanlage eines noch recht jungen Embryos in stärkerer Vergrösserung (Zeiss. Apoch. 2. Oc. 4). Die Abbildung zeigt eine Uebergangsstelle zwischen den peripheren Zellen der Anlage und der axialen Krochenmasse. Man sieht das zungenförmige Hineinragen der intercellulären Knochenmasse zwischen die Bindegewebszellen; an den letzteren bemerkt man bei denjenigen, welche im Begriffe sind sich zu Knochenzellen umzuwandeln, einen helleren. protoplasmatischen Hof ohne scharfe Grenze gegen die Knochensubstanz. Auftreten der ersten ganz feinen Ausläufer der jungen Knochenzellen.

Fig. 16 und 17. Zwei Querschnitte durch den kaudalen Theil der Episternum-Anlage eines jungen Embryos Vergr. Zeiss, Apoch. 8. Oc. 4). An dem mehr kranial gelegenen Querschnitt (Fig. 17) bemerkt man zwar eine einheitliche Knochenmasse, aber doch die Andeutung, dass dieselbe ursprünglich doppelt angelegt ist. An dem anderen Schnitt, der dicht vor dem kaudalen Ende der Anlage geführt worden ist, sieht man die centrale Knochenmasse in der That noch durch eine Zellbrücke in zwei Hälften getheilt.

Fig. 18. Theil eines Querschnittes durch den kaudalen Theil der Episternum-Anlage eines älteren Embryos. (Vergr. Zeiss, Apoch. 2. Oc. 4). Uebergang der Bindegewebszellen in Knochenzellen. Die Ausläufer der Knochenzellen bilden Anastomosen.

Fig. 19. Schnitt durch die Coracoidanlage eines Embryos mittleren Alters an der Grenze der Knorpelbildung. (Vergr. Zeiss, Apoch. 2. Oc. 4). *p* = junges Perichondrium, das ebenfalls zur Bil-

dung von Knorpelzellen beiträgt. Am Ende der Anlage findet „celluläre Apposition" des Knorpels statt; hier sieht man auch den Protoplasmahof an den Bindegewebszellen, welche sich anschicken, Knorpelzellen zu werden. Zwischen sie dringt bereits die Knorpelgrundsubstanz hinein. *pr*=zusammengedrückte „Vorknorpelzellen". *bs* = bindegewebiger Strang, in welchen der Rand der Coracoidanlage übergeht.

Fig. 20. Becken eines recht jungen Embryos von der Ventralseite. Das Ilium ist unnatürlich ventralwärts gebogen. Vergrösserung 12 mal. *fo* = Foramen obturatum. *fpi* = Foramen puboischiadicum. *tr* = Spuren einer Trennungslinie zwischen Os pubis und Os ischii seitlich vom for. puboischiadicum (*tr* deutet aber auch die Trennungslinie zwischen dem Ilium und dem Puboischium an). *b*=breite Bindegewebsbrücke in der Medianlinie zwischen den beiderseitigen Puboischii-Hälften.

Fig. 21. Becken eines etwas älteren Embryos. Vergr. 8 mal. Das Becken stellt jetzt ein vollständig einheitliches Knorpelstück dar. *fpi* = Foramen puboischiadicum nicht in der Medianlinie durch Knorpel getrennt. *p, is, il* = Knochenanlagen im Os pubis, ischii und ilii.

Fig. 22. Linker Vorderfuss eines jüngeren Embryos. Vergr. 16 mal. *R* = Radius, *U* = Ulna, *r* = Carpale radiale, *u* = Carpale ulnare, $c_{1,\,2,\,3}$ sind die drei Centralia, cd_1 bis $_5$ die fünf Carpalia distalia.

Fig. 23. Linker Hinterfuss desselben Embryos, von welchem auf der vorigen Figur der Vorderfuss abgebildet wurde.

T = Tibia, *F* = Fibula, *t* = Tarsale tibiale + Intermedium *i*. (Die schwache Linie deutet die — bei dem abgebildeten Embryo nicht vorhandene — Trennungsstelle an, an welcher dieses Tarsalstück bisweilen, wenn auch selten, in ein gesondertes Tarsale tibiale und ein Intermedium zerfallen kann). *c* = Centrale, td_1 = Tarsale distale 1. td_5 = bindegewebiges Tarsale distale 5 (?).

(Aus der Königl. dermatologischen Universitätsklinik zu Breslau. Director: Geh. Rath Neisser.)

Ueber die „vitale" Färbbarkeit der Phagocyten des Menschen und einiger Säugethiere mit Neutralroth.

Eine experimentelle Studie

von

Dr. **J. Plato**, Assistent der Klinik.

Hierzu Tafel XXXV.

Der erste, der auf den Werth des 1879 von Witt entdeckten Neutralroths — eines Anilinfarbstoffes aus der Gruppe der Azine — für biologische Untersuchungen und „vitale" Färbungen hinwies, war Ehrlich (10). E. stellte zunächst fest, dass Kaulquappen in dünnen wässerigen Neutralrothlösungen (1.0 : 10 000 bis 1.0 : 100 000) lange Zeit ohne nachweisbare Schädigung zu leben vermögen und im Laufe des ersten und zweiten Tages so viel vom Farbstoff aufnehmen, dass alle Gewebe dunkelroth erscheinen. Der Farbstoff soll in solchen Thieren unter anderem an intracelluläre Körnchen gebunden sein, die zum grossen Theile wenigstens präformirt seien. Besonders geeignet für vitale Färbungen erscheint E. das Neutralroth auch deshalb, weil der Diffusionswiderstand der lebenden Körperoberfläche gegen den Farbstoff ein geringer sei und im Körper und in den Zellen des Organismus Substanzen enthalten seien, die das Neutralroth mit der grössten Energie binden.

In Nothnagel's „Specieller Pathologie und Therapie" kommen die Verfasser der „Aaemie", Ehrlich und Lazarus, auf das Neutralroth und seine Bedeutung für vitale Granulafärbung zurück. Es wird dort angeführt, dass sich der Farbstoff in reinem Wasser mit fuchsinrother Farbe löst, die aber auch in ganz schwach alkalischen Lösungen gelborange wird. Es wird ferner betont, dass das Neutralroth „eine geradezu maximale Verwandtschaft zu der Mehrzahl der Granula besitzt" (S. 85), und weiter unten heisst es: „Zu erstreben sind Bilder, in denen

von der Zelle ausschliesslich die Granula gefärbt sich darbieten, während Protoplasma und Kern ganz ungefärbt geblieben sind. Kunstprodukte sind auch bei dieser Methode nicht ganz auszuschliessen und sind z. B. bei gerbstoffhaltigen Pflanzenzellen durch die Bildung und den Niederschlag von gerbstoffsaurem Farbsalz zu erklären. Jedoch ist es für den Geübten im Einzelfalle nicht schwer, die Kunstprodukte als solche zu erkennen. Die Art der Körnelung, ihre typische Vertheilung, die Vergleichung mit benachbarten Zellen, die Combination verschiedener Methoden, die Vergleichung desselben Objektes bei rein vitaler und bei „überlebender“ Färbung erleichtern das Urtheil hierüber und sichern vor Missverständnissen“.

„Die Mehrzahl der Granula der Wirbelthiere wird durch das Neutralroth orangeroth gefärbt, wie es dem schwach alkalischen Zustande dieser Gebilde entspricht. Viel seltener finden sich Körner, die sich im reinen Fuchsinton färben, und die mithin wohl eine schwach saure Reaktion besitzen müssen“.

Bald nach der ersten Publikation Ehrlichs erschien eine viele bemerkenswerthe Einzelheiten enthaltende Arbeit Galeotti's (12) über die Färbbarkeit lebender Zellen. Galeotti injicirte eine sehr grosse Anzahl von Farbstoffen — unter anderem auch Neutralrothlösungen — in die Bauchhöhle oder unter die Haut von Salamandern und Tritonen und untersuchte in der Regel nach 1—2 Tagen den Inhalt der Bauchhöhle und die Elemente der verschiedensten Organe. Leider behandelt er die Neutralrothversuche nur sehr kurz, da sie ungefähr dieselben Resultate ergaben, wie die Versuche mit den übrigen basischen Anilinfarben.

Galeotti zieht aus seinen Untersuchungen den Schluss, dass sich lebende Zellen niemals ganz färben, dass dagegen gewisse Elemente in den Zellen einen Farbstoff aufnehmen und festhalten können, und zwar solche Elemente, die keinen aktiven Antheil an der cellulären Funktion haben, sondern als Nährstoffe oder Produkte der Secretion im Zellenleibe vorhanden sind.

Zu ganz entgegengesetzten Ergebnissen gelangt Przesmycki (35), der zu seinen hauptsächlich an Protozoen vorgenommenen Untersuchungen über vitale Kern- und Protoplasmafärbungen auch Neutralroth verwandte. Er hält es für eine vollständig bewiesene

Thatsache, dass der Kern sich nicht nur „während des Lebens der Zelle“, sondern auch „während seines eigenen Lebens“ mit Neutralroth färben kann.

Den färbbaren „Granulationen“ der Protozoen ist nur ein kleiner Abschnitt gewidmet, das Actinosphärium Eichh. betreffend. P. findet Unterschiede in der Grösse, Form und Färbbarkeit der strömenden Granula und vermuthet, dass eine bestimmte rundliche Art derselben, die bei Behandlung mit einem „modificirten“ Neutralroth sich dunkelviolett färben, nichts anderes als Bacterien seien, die sich übrigens massenhaft in dem Glase, das die Actinosphärien enthielt, entwickelt hatten. P. hält aber noch weitere Untersuchungen über diesen Punkt für nothwendig.

Prowaczek (34) verwandte nur Neutralroth und untersuchte hauptsächlich Paramäcien. Er fand, dass sich nach kurzer Zeit am äusseren Rande der sich eben bildenden Nahrungsvacuole eine schwach gefärbte Zone bildet, die „aus sehr feinen Körnchen zu bestehen scheint“. Er glaubt, dass diese Körnchen zur Verdauung und Assimilation in Beziehung stehen oder Träger von Fermenten seien. In krankhaft aussehenden Paramäcien fand er die Färbung nicht, oder nur schwach und diffus. „Beim Absterben der Protozoen machte sich vielfach eine Entfärbung bemerkbar, die man sich in der Weise erklären könnte, dass entweder die sich färbenden Substanzen heraustreten, oder weitgehenden chemischen Veränderungen unterlagen“. P. untersuchte auch Vorticellen, erwähnt aber nichts von gefärbten Nahrungsvacuolen.

Arnold (1) brachte möglichst dünne Hollunderplättchen in den Rückenlymphsack von Fröschen, entfernte dieselben nach 6, 12—18 Stunden wieder, beschickte sie mit Farbstoff in Lösung oder in Substanz, heftete sie an ein Deckgläschen an und untersuchte in der feuchten Kammer. Auch er verwandte u. A. das Neutralroth. Arnold sah in den Leucocyten sehr bald zahlreiche rothe Granula und „tropfenartige Gebilde“ auftreten, an denen er manche interessante Beobachtungen machen konnte, auf die ich später noch zurückkommen werde. Hier sei nur noch erwähnt, dass Arnold durchaus nicht auf dem Standpunkte Galeotti's zu stehen scheint, vielmehr der Ansicht ist, dass es sich in vielen Fällen wenigstens

um gefärbte Strukturbestandtheile der Zelle handelt.

Diese Arbeit Arnold's gab den Anstoss zu den vorliegenden Untersuchungen. Ich folgte der Anregung meines hochverehrten Chefs, des Herrn Geheimrath Neisser, die dort niedergelegten Beobachtungen an den Lymphkörperchen des Frosches mit den Befunden an den Elementen des gonorrhoischen Urethralsecrets zu vergleichen, um so bereitwilliger, als ich mich bereits vor mehreren Jahren mit vitalen Zellfärbungen beschäftigt hatte. Ich konnte mich damals überzeugen, dass das Neutralroth wegen seiner geringen Giftwirkung, seines leichten Eindringens in den Zellleib, sowie wegen der Intensität der erzielten Färbung allen anderen gebräuchlichen Farbstoffen, auch dem Methylenblau, bei weitem vorzuziehen ist[1]).

Es seien hier nur kurz meine damaligen Befunde über

die vitale Färbbarkeit der Vorticellen[2]) mit Neutralroth

mitgetheilt. (Siehe Fig. 1.)

Diese häufig zu vielen Hunderten an den Blättern und Stengeln unserer Aquariumpflanzen (z. B. der Vallisneria spiralis) sitzenden äusserst zierlichen einzelligen Organismen sind für das Studium der vitalen Färbungen ganz besonders geeignet, da sie wegen ihrer Fixation am Pflanzentheile ihren Ort im mikroskopischen Gesichtsfelde nicht wesentlich verändern können. Ihr grosser hufeisenförmig gekrümmter Kern geht bei einer Schädigung desselben ganz charakteristische Veränderungen ein, die im wesentlichen in einer unregelmässigen Quellung bestehen. Einen Indicator für die Intensität der Lebensfunktionen des Zellprotoplasmas geben die continuirlichen Schwingungen des Wimperkranzes, die beim Absterben der Zelle immer langsamer werden, sowie die periodischen spiraligen Contractionen des Muskelstiels, die immer seltener werden. Bringt man solche Vorticellen mit einem schmalen Saume des Pflanzenblattes auf einen Objektträger in eine ganz dünne Neutralrothlösung, legt ein Deckgläschen auf und untersucht mit einem stärkeren Trockensystem, so sieht man fast

1) Beim Methylenblau tritt die Färbung der Einschlüsse später, eine diffuse Färbung des Zellleibes aber früher auf, als beim Neutralroth. (Vgl. auch Arnold, l. c. pg. 430.)

2) Carchesium polypinum.

in jeder Zelle mehrere deutlich roth gefärbte Kugeln, die sich bei näherer Betrachtung als aus zahlreichen kleinsten gefärbten Elementen von gleichmässiger Grösse zusammengesetzt erweisen (Fig. 1, N. V). Die Natur dieser gefärbten Kugeln war mir lange unklar, bis ich eines Tages zufällig beobachtete, wie eine solche an den Rand der Zelle rückte und ihren Inhalt — zahlreiche kleine Algenzellen — nach Aussen entleerte. Im Momente der Entleerung entfärbten sich die kleinen Algen. An Stelle der leuchtend roth gefärbten Kugel war im Protoplasma der Vorticelle nur eine kleine völlig ungefärbte Vacuole zu sehen (Fig. 1, N. V. 1). Es unterlag für mich keinem Zweifel mehr, dass die rothen Kugeln nichts anderes darstellten als den mit Neutralroth gefärbten Inhalt der Nahrungsvacuolen. Andere gefärbte Elemente waren in den ungeschädigten Vorticellen nicht nachzuweisen. Wenn diese aber nach kürzerer oder längerer Zeit abstarben, so trat zunächst eine Färbung des nunmehr im oben genannten Sinne veränderten Kernes, zuweilen auch des Nebenkerns, auf, bald hörten die Wimperbewegungen und die Contractionen des Muskelstieles auf, der Inhalt der Nahrungsvacuolen entfärbte sich und das Protoplasma nahm eine diffus rothe Färbung an. (Vgl. die analogen Beobachtungen Prowaczek's an Paramaecien l. c.)

Gewinnung des Materials und Technik der Leucocyten-Färbung.

Ich hatte mich bereits bei den ersten Untersuchungen davon überzeugt, dass sich auch in den Leucocyten mit Vorliebe solche Elemente färben, die durch Phagocytose in dieselben aufgenommen sind [1]). Zur Feststellung der principiell wichtigen Frage, ob sich auch integrirende Bestandtheile der Zellen färben, war es nothwendig, ein Ausgangsmaterial stets zur Verfügung zu haben, bei dem man mit einiger Wahrscheinlichkeit wenigstens abgelaufene phagocytäre Vorgänge ausschliessen konnte, mit anderen Worten, es mussten stets frisch aus der Blutbahn ausgewanderte Zellen verwandt werden. Bei dem Eiter der acuten Gonorrhoe ist dieses Postulat bis zu einem gewissen Grade erfüllt. Abgesehen von den Gonococcen finden wir dort nur selten

1) S. Berl. Klin. Woch. 1899. No. 49.

durch Phagocytose aufgenommene Gebilde. Dagegen ist stagnirender Eiter durchaus unbrauchbar, theils deshalb, weil ein Theil der Eiterzellen, und häufig weitaus der grösste, bereits abgestorben ist, theils, weil der andere lebende Theil reichlichst Gelegenheit hatte, sich durch Phagocytose mit ihm fremden Gebilden zu beladen. Hierbei fällt noch erschwerend ins Gewicht, dass die Endprodukte der intracellulären Verdauung vielfach Körnchenform haben. Milzbrandbacillen, Schwänze von Spermatozoen, rothe Blutkörperchen und viele andere Gebilde zerfallen in den Phagocyten schliesslich zu feinsten Körnchen, die sich im frischen ungefärbten Präparat vielfach nicht von den präformirten Granulis unterscheiden lassen.

Am einfachsten war die Gewinnung des gonorrhoischen Urethralsecretes. Es kamen möglichst acute Fälle mit möglichst reichlichem Ausfluss zur Verwendung. Das Secret wurde mittelst nicht besonders fein ausgezogener Glascapillaren direkt vom Orificium urethrae entnommen und entweder gleich untersucht, oder in dem Ausschliff eines Objektträgers mit einer ungefähr gleich grossen Menge einer dünnen Kochsalz-Neutralrothlösung vermengt und für spätere Untersuchung in einer Petrischale, deren Boden mit einer mehrfachen Lage feuchten Fliesspapiers bedeckt wurde, aufbewahrt. Die Neutralrothlösung stellte ich mir von Zeit zu Zeit frisch her, indem ich 1 ccm einer kalt gesättigten wässerigen Lösung mit ca. 100 ccm physiologischer Kochsalzlösung mischte. (Wichtig ist, dass nur destillirtes Wasser verwandt wird.)

Da man frischen Gonorrhoeeiter sich nicht immer beschaffen kann und ausserdem die intracellulären Gonococcen vielfach stören, half ich mir auch zuweilen auf folgende Weise. Ich gab auf einen Objektträger einen Tropfen der Neutralrothlösung und brachte in denselben einige feinste Fäserchen von dem gewöhnlichen Fliesspapier. Dann entnahm ich mir einen Tropfen Blut aus der Fingerkuppe, setzte ihn dem Neuralrothtröpfchen zu und blies nun durch ein fein ausgezogenes Glasröhrchen einige Sekunden gegen das Tröpfchen, so dass eine lebhafte Wirbelbewegung desselben entstand. Legt man nun ein Deckgläschen auf und untersucht bei stärkerer Vergrösserung, so kann man fast stets bemerken, dass eine gewisse Concentration der Leucocyten an den Fäserchen stattgefunden hat. Legt man nun an die eine Seite

des Deckglases ein Stückchen Fliesspapier und lässt von der anderen Seite des Deckglases langsam Neutralrothlösung aus einer Capillare zufliessen, so gelingt es leicht durch die entstehende Strömung das Gesichtsfeld von rothen Blutkörperchen fast frei zu machen, während die weissen mit Vorliebe an den feinen Fasern hängen bleiben. Dieses Verfahren hat mir sehr gute Dienste geleistet, es erfordert aber einen gewissen Grad von Uebung, und misslingt im Anfange leicht. Das Gelingen ist im wesentlichen abhängig von der Stärke der Strömung und von der Dicke der zwischen Deckglas und Objektträger befindlichen Flüssigkeitsschicht. Ist die Strömung zu stark so wird einfach alles fortgeschwemmt. Dasselbe tritt ein, wenn das Deckgläschen durch die Flüssigkeit gehoben wird. Die Fäserchen liegen dann nicht flach auf und lassen auch die Leucocyten durch. Es empfiehlt sich daher, zuweilen während der Durchströmung einen leisen Druck auf das Deckglas auszuüben.

Ist das Verfahren gelungen, so findet man namentlich an der Fliesspapierseite des Deckglases leicht Fäserchen, denen Reihen und Gruppen von Leucocyten anliegen. Etwas Fibrin mit Blutplättchen vermengt, stört die Beobachtung wenig. Dieses Verfahren ist für das Studium der vitalen Leucocytenfärbung — soweit menschliche Leucocyten in Betracht kommen — ganz besonders geeignet, da die Zellen durch die Papierfasern arretirt sind. Wenn man nun eine dünne Aufschwemmung irgendwelcher Microorganismen in Neutralrothlösung unter dem Deckglase durchfliessen lässt, so bleibt ein Theil der Microorganismen an den Leucocyten hängen und man hat nun die beste Gelegenheit, diejenigen Erscheinungen der vitalen Färbung zu beobachten, welche die Phagocytose begleiten. Man kann auch den Bluttropfen unmittelbar nach der Entnahme mit der Aufschwemmung von Microorganismen in Neutralrothlösung vermengen und später erst in der angegebenen Weise rothe und weisse Blutkörperchen trennen, doch bietet die Methode im allgemeinen keine besonderen Vortheile dar.

Im folgenden bezeichne ich dieses Verfahren der Leucocytenisolirung aus einem Bluttropfen kurz als „Isolirverfahren“.

Dieses Isolirverfahren ist natürlich auch für Thierblut verwendbar, jedoch zog ich es stets vor, reichlicheres Leuco-

cyten-Material durch Injektion steriler Bouillon in die Bauchhöhle zu gewinnen.

Man entfernt zu diesem Zwecke am besten in einem kleinen Bezirke zwischen Nabel und Symphyse mit einer Scheere die Haare, hebt mit einer Pincette eine Hautfalte auf und injicirt mit einer kleinen Spritze an der Basis der Falte bis zu 5 ccm Bouillon. Man darf die Nadel nicht zu tief einstechen, um eine Verletzung des Darmes zu vermeiden. Nach einer bestimmten Zeit (z. B. $^1/_4$ h.) entnimmt man mit der Capillare auf folgende Weise: Man hebt in der Nähe der Einstichstelle wiederum eine kleine Hautfalte auf und macht mit einer scharfen Scheere in dieselbe einen kleinen Schnitt, bis die Fascie frei liegt. Alsdann führt man vorsichtig ein Glascapillare durch die Muskulatur in die Bauchhöhle ein. Man muss jegliche Blutung vermeiden. Vielfach steigt erst beim Herausziehen der Capillare das Exsudat in derselben auf.

Hat man das Leucocytenmaterial in das auf dem Objektträger befindliche Tröpfchen der Neutralrothlösung gebracht, so empfiehlt es sich, durch ein ausgezogenes Glasröhrchen ein paar Sekunden lang gegen den Tropfen zu blasen, um eine gleichmässige Vertheilung der Farblösung und nach Möglichkeit eine Trennung der häufig zusammengeballten Leucocyten zu erzielen. (Man legt dann ein Deckgläschen auf, drückt dieses leicht an und saugt etwa seitlich austretende Flüssigkeit mit Fliesspapier ab. Es entstehen dann bei der Untersuchung mit der Oelimmersion und bei Verschiebungen des Objektträgers keine so starken Strömungen.)

Dieses Blasen gegen den Tropfen hat auch noch einen anderen Vorzug. Man kann nämlich häufig genug beobachten, dass die fuchsinrothe Neutralrothlösung in den Glascapillaren gelborange wird, und zwar tritt dieser Umschlag häufig sehr schnell ein. Er ist darauf zurückzuführen, dass die Capillarwand Alkali an die Farblösung abgiebt. Bläst man nun gegen den Tropfen, so neutralisirt die Kohlensäure der Exspirationsluft zuweilen denselben wieder und die fuxinrothe Farbe tritt wieder auf.

Befunde am Gonorrhoeeiter.

An einem Präparat vom gonorrhoischen Urethralsecrete, das nach obiger Vorschrift angefertigt ist, sieht man bei Anwen-

dung der Oelimmersion folgendes [1]): Das Gesichtsfeld erscheint im allgemeinen ungefärbt, da die an sich schwache, durch das Serum des Eiters noch mehr verdünnte Neutralrothlösung in so dünner Schicht von unserem Auge nicht mehr als Farbe wahrgenommen wird. Die Eiterkörperchen selbst sind ebenfalls im allgemeinen farblos, dagegen sind in einem Theile derselben tief fuchsinrothe Gonococcen zu sehen, deren charakteristische Form ausserordentlich scharf hervortritt (cf. Fig. 5). Die Gonococcen heben sich theilweise so scharf vom ungefärbten Untergrunde ab, dass man sie auch bei schwacher Vergrösserung (Zeiss Oc. 2 Obj. BB.) als feinste tiefrothe Pünktchen erkennen kann. (Neben den Gonococcen kommen noch andere intracellulär gefärbte Gebilde vor, worüber später).

Andere Gonococcen, sogar in derselben Zelle, sind aber ungefärbt und auch der Farbenton zeigt alle Uebergänge vom Fuchsinroth zum Orange-, Braun- und Gelbroth und auch fast rein gelbe Farbentöne kommen vor. Dabei ist noch besonders zu bemerken, dass Gonococcen, die bei scharfer Einstellung tief fuchsinroth erscheinen, bei leichten Bewegungen der Mikrometerschraube gelbe Reflexe erkennen lassen. (Im folgenden ist desshalb immer nur von der Farbe die Rede, die bei schärfster Einstellung des gefärbten Objectes zu Tage tritt.)

Ich konnte ferner beobachten, wie gefärbt im Granuloplasma liegende Gonococcen sich entfärbten, wenn sie bei amöboiden Bewegungen der Zelle ins Hyaloplasma gelangten.

Extracelluläre Gonococcen färbten sich auch nach langem Verweilen in ganz dünnen Neutralrothlösungen nicht. Tötet man aber Gonococcen z. B. durch Erhitzen ab, so nehmen sie in etwas stärkeren Neutralrothlösungen einen ganz schwach rothen Farbenton an, der sich aber durchaus nicht mit der tiefrothen Färbung intracellulärer Gonococcen vergleichen lässt.

Um die Bedingungen dieser intracellulären Färbung kennen zu lernen, stellte ich eine Reihe von Untersuchungen an.

---

1) Vgl. Uhma, Archiv f. Derm. u. Syph. Bd. L, Heft II.

I. Ueber die Abhängigkeit der Färbung der Leucocyteneinschlüsse von dem Leben der Zelle.

Ich habe in der Einleitung hervorgehoben, dass beim Absterben der Vorticellen der Färbung des Protoplasmas eine Entfärbung des Inhaltes der Nahrungsvacuolen vorangeht. Bei den Leucocyten liegen die Verhältnisse genau so. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man ein Präparat, welches gefärbte Zelleinschlüsse enthält, auf einem heizbaren Objekttische untersucht und die Temperatur langsam ansteigen lässt. Nach anfänglicher Zunahme der amöboiden Bewegungen treten, wenn das Thermometer einige 40° zeigt, ganz eigenartige Veränderungen im Aussehen der Zellen ein. Sie quellen auf und es erscheint ein mehr oder weniger breiter hyaliner peripherer Protoplasmasaum, der zahlreiche Ausläufer aussendet und wieder einzieht. Gleichzeitig beginnen eigenthümliche Strömungen auch im centralen körnigen Protoplasma, welches die gefärbten Einschlüsse — z. B. Gonococcen — enthält, die natürlich an diesen Strömungen passiv theilnehmen. Zunächst scheint bei diesen Vorgängen die Färbung der Gonococcen deutlicher zu werden. Es beruht dies aber sicher nur darauf, dass der Zellleib durch die Quellung für das durchfallende Licht durchlässiger geworden ist und die gefärbten Gebilde deutlicher hervortreten lässt.

Nach einiger Zeit verschwindet nun der periphere hyaline Protoplasma-Saum, es werden keine Ausläufer mehr ausgesandt und die Zelle nimmt Kugelform an. Die eigenthümlichen tanzenden und strömenden Bewegungen der Körnchen des Granuloplasmas dauern jedoch fort.

Obwohl nun doch durch die Verdunstung der Flüssigkeit während der Beobachtung eine gewisse Concentration der Farbstofflösung stattgefunden hat, tritt spätestens zu diesem Zeitpunkte eine deutliche Entfärbung der vorher gefärbten Zelleinschlüsse ein [1]). Diese Entfärbung — z. B. bei den Gonococcen —

1) An überlebenden Gewebszellen hat Teichmann (pag. 35) ähnliche Beobachtungen mit Methylenblau gemacht. Er hatte einem Frosche 1 ccm einer $2^1/_2{}^0/_0$igen Methylenblaulösung in den Magen injicirt; nach 3 Stunden fand er in einem bestimmten Darmabschnitt die Epithelien vollkommen erfüllt mit stark blau gefärbten Körnern. „Liess man die Präparate einfach, vor Vertrocknung geschützt, an der

geht manchmal schnell innerhalb weniger Secunden vor sich, manchmal jedoch lässt sie sich längere Zeit verfolgen, wobei es auffallend ist, dass Hand in Hand mit ihr eine Veränderung des Farbentons eintritt. Ein vorher fuchsinrother Gonococcus wird orange- bis braunroth und kurz vor der völligen Entfärbung zeigt er häufig einen leichten rein gelben Farbenton. Diese Entfärbung beruht wohl nicht auf einer Zerstörung des Farbstoffes, denn, lässt man nach der Entfärbung neuen Farbstoff zufliessen, so tritt eventuell eine Färbung des Kerns und des Protoplasmas, aber niemals mehr eine distincte Gonococcenfärbung auf. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die beschriebenen, die Entfärbung begleitenden Erscheinungen an den Zellen als Absterbeerscheinungen zu deuten sind, wie sie z. B. Maurel in seinem umfangreichen Buche: Les Leucocytes du Sang ausführlich beschrieben hat, und wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir die Entfärbung der Einschlüsse in ihrer Ursache eben auf diese Zellschädigung zurückführen [1]). Ich sage ausdrücklich Zellschädigung, denn es ist mir im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass gleichzeitig mit der Entfärbung auch der Zelltod eintritt. Vielleicht ist die Schädigung dann stets eine so schwere, dass der Tod unvermeidlich eintreten muss. Setzen wir toten oder künstlich abgetöteten Leucocyten Neutralrothlösung zu, so tritt stets eine deutliche Färbung des Kerns und eine leichte Färbung des Protoplasmas ein. Etwa vorhandene Einschlüsse färben sich dann aber niemals stärker als das übrige Protoplasma und auch absolut genommen ist die Intensität der Färbung dieser Einschlüsse eine auffallend geringe.

Die Thatsache, dass der Entfärbung der Einschlüsse sich in weitaus den meisten Fällen eine Färbung des Kerns oder des

---

Luft liegen, so ging der blaue Farbstoff allmählich in sein farbloses Leucoprodukt über".

Mit der von mir beschriebenen Entfärbung im Hyaloplasma ist dieser Vorgang nicht ohne weiteres zu vergleichen. (S. Richter l. c. pag. 180.)

1) Arnold hat dieselbe Beobachtung mit Methylenblau an den Kaninchen-Leucocyten gemacht. Er sagt (l. c. pag. 431): „Später tritt eine Färbung der Kerne und eine diffus blaue Tinction des Zellleibes auf, während die Granula bei eintretendem Absterben (der Zelle. Verf.) sich zu entfärben scheinen."

Protoplasmas nicht unmittelbar anschliesst, führt mich eben zu der Annahme, dass eine Schädigung der Zelle ausreicht, eine bestehende Färbung der Einschlüsse aufzuheben.

Aber eine Schädigung, ja eine Abtötung der Zelle führt nicht unbedingt und unter allen Umständen zur Entfärbung der „vital“ gefärbten Einschlüsse. Bereits Arnold hat hervorgehoben, dass die beste Methode, vital gefärbte Zellen zu conserviren, darin besteht, dieselben einfach auf dem Objectträger eintrocknen zu lassen, und dann in Canadabalsam einzuschliessen. Ich kann diese Thatsache nur bestätigen. Man kann solche eingetrocknete Zellen ruhig über der Flamme fixiren, ohne dass eine wesentliche Aenderung des Bildes eintritt. Trotzdem aber zeigen derartige „Dauerpräparate“ nicht entfernt das, was an den lebenden Zellen zu sehen ist. Ich hatte z. B. versucht, die in der Fig. 3 abgebildeten, abgetötete Milzbrandbacillen enthaltenden Meerschweinchenleucocyten zu conserviren. Im Dauerpräparate waren in den sonst ungefärbten Zellen die grossen und intensiv gefärbten Milzbrandstäbchen der Zellen *a* und *d* recht gut zu sehen, die kleineren und relativ schwach gefärbten Körnchen waren aber nicht wiederzufinden. Dies ist eine Thatsache, von der ich mich immer wieder überzeugen konnte, dass bei dem Eintrocknungsverfahren stets zahlreiche Einzelheiten der vitalen Färbung verloren gehen. Immerhin bleibt es bis jetzt das beste Verfahren. Ich habe mich lange bemüht, es durch ein besseres zu ersetzen, aber mit durchaus negativem Erfolge. Alle Mittel, welche einen schnellen Zelltot bewirken, fixiren bis zu einem gewissen Grade und für relativ kurze Zeit den Zustand im Momente des eintretenden Todes. Erhitzt man z. B. ein frisches Präparat, wie Fig. 3 es zeigt, in der dünnen Neutralrothlösung stark, ohne dass jedoch eine völlige Verdunstung der Flüssigkeit stattfindet, und untersucht schnell, so findet man die Zellen viel kleiner, gleichsam geschrumpft, rund und eventuell im ganzen leicht gefärbt. Aber es besteht zunächst doch noch eine elective Färbung der Zelleinschlüsse. Dies ändert sich aber schnell. Die gefärbten Milzbrandbacillen blassen ab, der Zellleib färbt sich stärker und bald tritt auch eine Färbung des Zellkernes ein.

Aehnliche Erscheinungen beobachtet man, wenn man

frische Präparate Osmiumdämpfen aussetzt, während Formalindämpfe mehr diejenigen Erscheinungen erzeugen, welche wir bei der Einwirkung langsam ansteigender Hitze beobachten konnten, nämlich erst Entfärbung der Zelleinschlüsse und später erst Färbung des Protoplasmas und des Kerns. Durch diese und ähnliche Versuche mit Gasen und Zellgiften gewann ich die Ueberzeugung, dass die distincte Färbung der Zelleinschlüsse, wie wir sie z. B. bei Gonococcen und Milzbrandbacillen kennen gelernt haben, in hervorragendem Maasse abhängig ist von den Lebensfunctionen der einschliessenden Zelle, dass aber auch die Entfärbung nicht immer ein rein passiver, auf Diffusion des Farbstoffes beruhender Vorgang sei, dass dieser vielmehr begünstigt würde durch die Functionen des geschädigten Protoplasmas. Ein Einwurf ist aber bei diesen Versuchen möglich, nämlich der, dass es sich in vielen Fällen gar nicht um einen mittelbaren Einfluss der zellschädigenden Ursache durch die geschädigte Zelle auf die Färbung des Einschlusses gehandelt habe, sondern um eine unmittelbare Einwirkung derselben auf den Farbstoff. Dieser Einwurf ist a priori nicht von der Hand zu weisen. Er hat zunächst um so mehr Berechtigung, als die vitale Färbung der Zelleinschlüsse mit Neutralroth ein durchaus labiles, keineswegs auf starken chemischen Affinitäten beruhendes Phänomen ist. Der Beweis für diese Thatsache ist nicht schwer. Lässt man unter dem Deckglase eines Präparates, wie Fig. 3 es zeigt, einige Secunden physiologische Kochsalzlösung durchfliessen und entfernt dadurch den pericellulären Farbstoff, sicherlich ohne die Zelle irgendwie zu schädigen, so tritt prompt eine Entfärbung der Milzbrandbacillen etc. ein. Dies wäre unmöglich, wenn eine irgendwie nennenswerthe Bindung zwischen Milzbrandbacillus und Farbstoff stattgefunden hätte. Ausserdem hat bereits Arnold darauf hingewiesen, dass eine nachträgliche Färbung der vital gefärbten Gebilde im fixirten Präparat auch mit demselben Farbstoff nicht möglich ist. Ich kann dies im allgemeinen nur bestätigen. (Obwohl Ausnahmen vorkommen.)

Lässt man z. B. das oben erwähnte Milzbrandpräparat nach vorhergegangener Entfärbung mit physiologischer Kochsalzlösung, eintrocknen und färbt es mit stärkerer Neutralrothlösung nach, so ergiebt sich gleichsam das photographische Negativ der „vitalen“ Färbung. In den so gewonnenen Präparaten sind die

Zellkerne und das Protoplasma gefärbt, die Milzbrandbacillen aber mit Ausnahme weniger Körnchen ungefärbt. Sie durchziehen die Zellen als weisse Streifen. Ja es ist nicht einmal nöthig, die Zelleinschlüsse vorher mit physiologischer Kochsalzlösung zu entfärben, um das gleiche Bild im fixirten Präparat zu erhalten. Ich erwähnte oben, dass ich zur „vitalen“ Färbung eine phys. Kochsalz-Lösung verwandte, die in 100 ccm 1 ccm kalt gesättigter Neutralrothlösung enthält, und dass ich immer ungefähr gleich grosse Tröpfchen leucocythenhaltiges Exsudat und Farblösung verwandte, so dass die schliesslich färbende Concentration gleich 0,5 NR-Lösung zu 100 phys. Kochsalzlösung betrug. Ich erwähnte ferner, dass man das Bild der vitalen Färbung am besten fixiren kann, wenn man, wie Arnold dies gethan hat, Exsudat und Farblösung einfach eintrocknen lässt. Färbt man nun ein derartiges Trockenpräparat mit einer 40 mal stärkeren Neutralrothlösung, so tritt trotzdem eine Entfärbung der Milzbrandbacillen und nur eine Färbung des Kerns und des Protoplasmas ein.

Eine bestehende chemische Affinität zwischen Milzbrandbacillus und Farbstoff wäre durch den doch wenig eingreifenden Eintrocknungsprocess wohl nicht zerstört worden. Ich komme auf diese Verhältnisse später noch zurück und will hier nur noch einige Versuche erwähnen, die, wie mir scheint, einwandsfrei beweisen, dass in der That eine Schädigung der Zelle die Färbung ihrer Einschlüsse beeinträchtigt resp. aufhebt, selbst wenn jede directe Einwirkung der zellschädigenden Ursache auf den Farbstoff oder das gefärbte Gebilde auszuschliessen ist.

Ich ging bei der Anordnung dieser Versuche von der Thatsache aus, dass das Blutserum eines Thieres von der Species *A* für die Leucocyten eines Thieres von der Species *B* giftig ist. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man z. B. Meerschweinchenleucocyten Kaninchenblutserum zusetzt oder umgekehrt. Nach kürzerer oder längerer Zeit treten dann an den Leucocyten Veränderungen auf, die im wesentlichen die gleichen sind, wie bei der langsamen Uebererwärmung. Waren in den Leucocyten vital gefärbte Gebilde, so entfärben sie sich.

Ich überzeugte mich aber bald, dass es sich nicht empfiehlt, bei diesen Versuchen Blutserum zu verwenden, welches in der üblichen Weise durch Aderlass oder Entbluten und nachheriges

Gerinnenlassen des Blutkuchens im Eisschrank gewonnen ist. Die secundären Veränderungen solcher Sera sind selbst bei vorsichtigstem Vorgehen zuweilen so bedeutend, dass eine geringe Menge Serum häufig genügt, die Leucocyten desselben Individuums schwer zu schädigen. Ich überzeugte mich hiervon z. B. bei einem Gonorrhoiker, dem aus bestimmten Gründen ein Aderlass gemacht worden war. Am anderen Tage fertigte ich von seinem Urethralsecrete, welches reichlich intracelluläre Gonococcen enthielt, ein vital gefärbtes Präparat an und setzte demselben eine Spur dieses seines eigenen Serums zu, welches ich einige Stunden vorher mittelst einer Pipette möglichst klar vom Blutkuchen abgehoben und in ein Reagensglas gefüllt hatte. Nach 10 Minuten war von einer Färbung der Gonococcen überhaupt nichts mehr zu sehen und die Zellen zeigten die für eine schwere Schädigung charakteristische Quellung und Körnchenströmung. (Ich vermuthe, dass die hohe zellschädigende Wirkung dieses Serums auf eine abnorm starke Alkalescenz desselben zurückzuführen war.) Ich verfuhr deshalb später folgendermassen: Ich injicirte einem Kaninchen und einem Meerschweinchen je einen ccm sterile Bouillon intraperitoneal. Nach einer Stunde injicirte ich denselben Tieren auch intraperitoneal je $^1/_2$ ccm einer Aufschwellung von abgetöteten (durch Erhitzen) Milzbrandbacillen in Bouillon. Nach einer weiteren halben Stunde entnahm ich beiden Thieren mittelst einer graduirten Glascapillare je $^1/_{100}$ ccm Exsudat, mischte dasselbe auf hohl geschliffenen Objektträgern mit der gleichen Menge Neutralrothlösung und schützte die Präparate vor Verdunstung durch Einlegen in Petrischalen, deren Boden mit feuchtem Fliesspapier bedeckt wurde.

Alsdann entnahm ich sowohl dem Kaninchen als dem Meerschweinchen aus irgend einer gesetzten Wunde je $^1/_{100}$ ccm Blut (ebenfalls mittelst graduirter Glascapillaren) und vermischte dasselbe mit je $^9/_{100}$ ccm Neutralrothlösung, die ich vorher in kleine an einer Seite ausgezogene und zugeschmolzene Glasröhrchen gefüllt hatte. Die Blut-Neutralrothmischungen schüttelte ich ordentlich durch und centrifugirte sie dann sofort. Die zelligen Elemente sammeln sich dann in dem ausgezogenen Theile des Röhrchens, während oben eine klare Flüssigkeit zurückbleibt, bestehend aus Neutralroth-Kochsalzlösung + Blutplasma. Die Concentration dieser Flüssigkeit wird bei gleichem Verfahren

wohl auch immer annähernd gleich gesetzt werden dürfen. Die Plasmalösung hob ich dann mittelst kleiner Pipetten ab und brachte sie in andere sterile kleine Röhrchen. Ich überzeugte mich nun, dass in den Exsudat-Leucocyten des Kaninchens und Meerschweinchens eine vitale Färbung, wie in der Fig. 3, eingetreten war und stellte nun folgende Mischungen — alles zu gleichen Theilen — auf planen Objectträgern her.

I. Meerschweinchen-Leucocyten + Kaninchenplasma;

II. Meerschweinchen-Leucocyten + Meerschweinchenplasma;

III. Kaninchen-Leucocyten + Meerschweinchen-Plasma;

IV. Kaninchen-Leucocyten + Kaninchen-Plasma.

V. Ein Controllpräparat:
Meerschweinchen-Leucocyten + Neutralrothlösung.

VI. Ein Controllpräparat:
Kaninchen-Leucocythen + Neutralrothlösung.

Mittelst kleiner Glasröhrchen blies ich dann gegen die Tropfen, um eine innige Vermischung zu erzielen, legte Deckgläschen auf, und brachte die Präparate in vorher bezeichnete Petrischalen, deren Böden mit feuchtem Fliesspapier bedeckt war.

Ueber die nun beobachteten Einzelheiten und über die Brauchbarkeit der Methode zum Nachweis zellschädigender Substanzen im Blute und anderen Flüssigkeiten hoffe ich demnächst eingehender berichten zu können. Hier will ich nur erwähnen, dass in meinen 5 in der eben beschriebenen Weise angestellten Versuchen stets zuerst ein Nachlassen resp. ein Verschwinden der Färbung in den mit dem fremdartigen Plasma zusammengebrachten Leucocyten eintrat. Und zwar blassten stets erst die kleineren gefärbten Partikel ab. Die Beobachtung erstreckte sich stets auf mehrere Stunden. In zwei von den 5 Versuchen war am Ende der Beobachtung in den Präparaten I und III die Färbung völlig verschwunden, während sie in den Präparaten II und IV noch deutlich erhalten war. In den übrigen 3 Versuchen waren so deutliche graduelle Unterschiede zu constatiren, dass ich aus dem Ausfall dieser Versuche die einwandsfreie Ueberzeugung gewann, dass die Färbung der Zelleinschlüsse in hervorragendem Maasse abhängig ist von der Function und dem Lebenszustande der Zelle.

Zum Nachweis gradueller Unterschiede in der Färbung zweier Präparate empfiehlt es sich, nicht die Immersion, sondern ein schwächeres Trockensystem zu benutzen (z. B. Zeiss B. B) und die beiden zu vergleichenden Objecte auf einen Objectträger zu bringen, damit eine durchaus gleichmässige Einwirkung zufälliger Umstände (Verdunstung, Temperatur) gewährleistet ist. Bei Immersionsbetrachtung ist die Beurtheilung schwierig, da immer nur wenige Zellen in Betracht gezogen werden können und sich schliesslich in jedem Präparat Zellen finden lassen, deren Einschlüsse nur schwach gefärbt sind. Bei Anwendung schwächerer Linsen kann man die beiden Präparate leichter und schneller abwechselnd betrachten, und etwaige Unterschiede treten auch deutlicher hervor. Lichtquelle und Blendenstellung müssen natürlich durchaus die gleichen sein.

Es muss ferner stets berücksichtigt werden, dass die Entfärbung immer in den mittleren Partien des Präparates zuerst auftritt, während die Färbung an den Randpartien länger bestehen bleibt. Es empfiehlt sich deshalb in allen Präparaten stets nur die mittleren Partien in Betracht zu ziehen. Es ergab sich ferner bei diesen Untersuchungen die wichtige Thatsache, dass die Kernfärbung innerer, durch Phagocytose aufgenommener Leucocyten nicht anders zu deuten ist, als die Kernfärbung toter Leucocyten überhaupt, dass sie mit dem Lebenszustande des einschliessenden Leucocyten nichts zu thun hat. Dasselbe ergab sich vielfach für den gefärbten Bestandtheil der intracellulären rothen Blutkörperchen, der wahrscheinlich identisch ist mit dem Haemoglobin. (Vgl. Fig. 4, Zellen *a* und *c*). Wenn man defibrinirtes Blut längere Zeit stehen lässt und dann mit Neutralroth untersucht, so findet man die Leucocyten häufig vollständig angefüllt mit ganz unregelmässig gestalteten rothen Elementen, zwischen welchen dann oft 4 bis 5 runde ungefärbte „Blutschatten“ liegen. Die rothen Elemente — das Haemoglobin — sind äusserst polymorph. Bei amöboiden Bewegungen der Zellen nehmen sie alle möglichen Formen an. Bei langsamer Ueberwärmung der Zellen behalten sie häufig ihre Farbe ebenso wie die Kerne innerer Leucocyten. Für das Studium der „Haemolysine“ dürften diese Verhältnisse von Bedeutung sein.

II. Ueber die Natur der sich färbenden Gebilde.

Aus den Literaturangaben geht bereits hervor, dass bezüglich der Auffassung von der Natur der sich vital in den Zellen färbenden Gebilde die grössten Differenzen herrschen. Ganz isolirt mit seiner Ansicht steht Przesmycki, der fest überzeugt ist, dass ein lebender Kern sich färben kann, während die Mehrzahl der Autoren sich doch dem am schärfsten von Galeotti präcisirten Standpunkt nähert, dass sich nur solche Gebilde färben, die mit den eigentlichen Lebensfunctionen der Zelle nichts

zu thun haben, mögen sie nun durch Phagocytose aufgenommen oder secretartiger Natur sein.

Eine ganz besondere Berücksichtigung verdient an dieser Stelle der Standpunkt Ehrlich's, der einerseits die specifischen Granulationen als Stoffwechselprodukte der Zellen bezeichnet und andererseits dem Neutralroth „eine geradezu maximale Verwandtschaft zu der Mehrzahl der Granula" vindicirt. Es ist mir bei meinen Untersuchungen aufgefallen, wie selten ich vital gefärbte specifische Granulationen zu Gesicht bekam. Betrachten wir z. B. den Gonorrhoeeiter, so finden wir, abgesehen von den Gonococcen, in den meisten Zellen keinerlei gefärbte Gebilde. Die Granulationen der spärlichen eosinophilen Zellen zeigen einen leicht orangerothen Farbenton, der übrigens sehr wechselt, und ausserdem finden sich vereinzelt in den Zellen leuchtend orangeroth gefärbte Kugeln, die, wie ich später zeigen werde, vielfach nichts anderes sind, als durch Phagocytose aufgenommene und intracellulär leicht aufgequollene Spermatozoenköpfe. In den übrigen Zellen sieht man bei enger Blende deutlich Granulationen; ich will auch nicht leugnen, dass sie alsdann zuweilen einen ganz leichten gelblichen Farbenton besitzen, der aber bei offener Blende nicht erkennbar ist, während doch die Gonococcen alsdann als tiefrothe Gebilde hervortreten. Obwohl also doch der Farbstoff genügend lange eingewirkt haben muss, ist es nicht zu einer vitalen Färbung der in allen Zellen vorhandenen und durch Triacidfärbung des fixirten Präparates leicht nachweisbaren neutrophilen Körnelung gekommen. Auch in den nach dem „Isolirverfahren" hergestellten Präparaten vom Menschen habe ich nur äusserst selten mit Neutralroth gefärbte specifische Granulationen gefunden, obwohl auch dort der Farbstoff in die Zelle eingedrungen war[1]).

Es bleiben in diesen Präparaten an den Fasern nicht nur die Leucocyten, sondern auch etwas Fibrin und zahlreiche Blutplättchen haften, welche vielfach 3 bis 4 mit Neutralroth fuchsinroth gefärbte, äusserst feine Körnchen enthalten. Diese Blutplättchen werden von

---

1) Beim Methylenblau liegen die Verhältnisse wohl ähnlich. Teichmann (l. c. pag. 33) hat die Einwirkung von Pilocarpininjectionen auf die rothen Blutkörperchen des Frosches studirt. Er fand bei vitaler Methylenblaufärbung in diesen zahlreiche hellblaue bis schwarzblaue Körnchen und führt ausdrücklich an: „Bemerkenswerth ist, dass die Granula der Leucocyten nicht blau gefärbt sind."

benachbarten Phagocyten aufgenommen und färben sich, sobald sie ins Innere der Zelle gelangt sind.

Auffällig war mir auch das häufige Ausbleiben jeglicher Granulafärbung bei meinen Versuchen an Meerschweinchen.

Die Granulationen der Meerschweichen-Leucocyten sind in neuester Zeit von Kurloff im Ehrlich'schen Laboratorium eingehend studirt worden, wobei sich bemerkenswerthe Resultate ergaben, die vorläufig in der „Anämie" (l. c.) niedergelegt sind.

Trotz des besonderen Reichthums der Meerschweinchen-Leucocyten an verschiedenen Granulationen fand ich die letzteren doch fast nie vital gefärbt, obwohl die Einschlüsse intensiv tingirt waren und die Triacid-Trockenpräparate die Granulationen mit Sicherheit nachwiesen.

Nur die eosinophilen (resp. nigrosinophilen) Granulationen zeigten in der Regel eine ausserdem wenig intensive und wenig beständige Färbung[1]). In den übrigen Zellen kamen zwar auch zuweilen gefärbte Körnchen vor, die aber sicher nicht identisch waren mit den specifischen Granulis, da sie nach Zahl und Anordnung stets sehr differirten. Wie derartige vital färbbare, den specifischen nicht unähnliche „Granula" in den Zellen entstehen können, zeigt am besten folgender Versuch. Wenn man bei einem Meerschweinchen durch intraperitoneale Injection von steriler Bouillon und bei einem anderen durch intraperitoneale Injection von Zelldetritus (aus Abscessen oder Bubonen) eine Leucocytose in der Bauchhöhle erzeugt und die Exsudat-Leucocyten bei vitaler und „überlebender" Färbung mit einander vergleicht, so kann man Folgendes feststellen: Bei vitaler Färbung zeigen die Leucocyten des Bouillon-Thieres spärliche gefärbte Körnchen, die Leucocyten des Detritus-Thieres sind vollgepfropft mit rothen „Granulis", den durch Phagocytose aufgenommenen Partikeln des injicirten Zelldetritus. Bei überlebender Färbung sind alle krassen Unterschiede verschwunden, in allen Leucocyten sind die specifischen Granulationen gefärbt, aber bei genauer Betrachtung erkennt man, dass die gefärbten

1) Arnold machte dieselbe Wahrnehmung; er sagt (l. c. pg. 425): „Die eosinophilen Granula färben sich bei der vitalen Fütterung mit Neutralroth sehr frühzeitig, aber verschieden intensiv, manchmal verschwindet die rothe Färbung wieder; eine solche Entfärbung kommt übrigens auch bei anderen Granula vor."

Granula in den Leucocyten des Detritus-Thieres auseinander gedrängt sind und dass zwischen ihnen zahlreiche ungefärbte Körnchen liegen, die zweifellos identisch sind mit den bei vitaler Färbung so deutlich hervortretenden Gebilden [1]).

Eine vitale „Granula“-Färbung, die sich in ihrer Intensität mit der Färbung der Zelleinschlüsse, z. B. der Milzbrandbacillen, messen kann, fand ich bei den Exsudat-Leucocyten der weissen Maus. Fast in jedem durch Bouillon-Injektion erzeugten Exsudat waren sie relativ zahlreich vertreten und fielen schon bei schwacher Vergrösserung durch ihre intensive fuchsinrothe Färbung auf. Bei Immersion-Betrachtung ergab sich, dass diese Zellen vollgepfropft waren von relativ grossen runden Körnern, die an einer Stelle zuweilen einen kleinen knopfförmigen Ansatz hatten. Auffallend war mir, dass dieselben Gebilde, allerdings ungefärbt, auch extracellulär vorkamen. Ich behandelte deshalb solche Präparate nach dem „Isolirverfahren“, wodurch ich erreichte, dass an den Fasern eine innige Berührung der Leucocyten mit den freien „Granulis“ zu stande kam. Ich konnte dann stets beobachten, dass die freien Granula von benachbarten Leucocyten aufgenommen wurden, worauf sie sich intracellulär genau so färbten wie die Körnchen der beschriebenen Zellen.

Ich kann zwar nicht beweisen, dass diese Zellen ihre Granulationen stets durch Phagocytose erwerben, aber die Möglichkeit dieser Thatsache muss ohne weiteres zugegeben werden. Auch bezüglich der sich häufig vital färbenden eosinophilen Granula neigen neuere Bearbeiter unter Angabe triftiger Gründe der Ansicht zu, dass dieselben durch Phagocytose entstehen und auf die Aufnahme von Bestandtheilen der rothen Blutkörperchen zurückzuführen sind; nach Barker (3) enthalten die eosinophilen Körnelungen sogar Eisen. Ich konnte also bei meinen Untersuchungen im allgemeinen die Angabe Ehrlich's von der maximalen Verwandtschaft des Neutralroths zu der Mehrzahl der Granula nicht bestätigen, namentlich was diejenigen Granulationen

1) Arnold (l. c. pg. 437) hat ähnliche Bedenken. Er sagt: Die Existenz zahlreicher nicht gefärbter Körner zwischen den gefärbten beweist, dass die gefärbten Granula nur einen Theil der körnigen Structurelemente der Zellen — der Plasmosomen — darstellen und zwar wahrscheinlich solche, welche bereits eine Umwandlung erfahren haben.“

anbetrifft, deren intracelluläre Entstehung und „Secretnatur" am wenigsten angezweifelt werden kann, z. B. die neutrophile Körnelung der menschlichen und die pseudoeosinophile der Leucocyten des Meerschweinchens. Trotzdem mag diese maximale Verwandtschaft vielleicht zu Recht bestehen und in meinen Versuchen vielleicht nur deshalb nicht zum deutlichen Ausdruck gekommen sein, weil die Concentration der angewandten Farblösung eine geringe und die Zeit ihrer Einwirkung eine kurze war. Allerdings genügten Concentration und Zeit stets zur Färbung der durch Phagocytose aufgenommenen Gebilde sowie derjenigen „Granula", deren ectogene Entstehung eine gewisse Wahrscheinlichkeit hat. Man könnte von einer maximalen Verwandtschaft des Neutralroths zu den durch Phagocytose entstandenen Zelleinschlüssen sprechen, wenn dem Zustandekommen dieser Färbung in der Regel nicht ganz andere Momente zu Grunde lägen, als eine „Verwandtschaft" des Farbstoffes zum gefärbten Gebilde.

Ich konnte mich im übrigen mit Sicherheit überzeugen, dass frische Leucocyten in der überwiegenden Mehrzahl auf dem Höhepunkte ihrer Funktion, bei der Phagocytose, keinerlei vital gefärbte Structurelemente besitzen, wenigstens nicht bei dem von mir angewandten Verfahren, welches zur Darstellung der Zelleinschlüsse so vorzüglich geeignet ist. Ich injicirte nun Thieren, bei denen ich vorher durch Bouillon ein intraperitoneales Exsudat erzeugt hatte, Aufschwemmungen zahlreicher mir zur Verfügung stehender Bacterienkulturen in die Bauchhöhle und untersuchte dann das Verhalten der mit den injicirten Bacterien beladenen Phagocyten bei vitaler Färbung. Zur Verwendung gelangten Typhus- und Colibacillen, Vibrio Finkler, Vibrio Metschnikoff, Staphylococcen, Streptococcen und Gonococcen, Diplococcus flavus und subflavus, Diphtherie-, Tuberkel- und Milzbrandbacillen. Es ist mir nicht möglich hier auch nur auf einen geringen Theil der beobachteten Einzelheiten einzugehen, die auch bei ein und demselben Mikroorganismus und demselben Versuchsthier verschieden waren nach Intensität, Nüance und Dauer der Färbung, je nachdem frische oder alte, lebende oder abgetödtete Kulturen zur Verwendung kamen. Dagegen möchte ich etwas länger verweilen bei den Versuchen mit Milzbrandbacillen an Meerschweinchen, da sie den derartigen Untersuchungen ferner stehenden am

besten in den Gegenstand einführen und auch aus technischen Gründen für den Anfang am meisten zu empfehlen sind.

Ich verwandte hochvirulente Agarkulturen, die Meerschweinchen bei subcutaner Impfung innerhalb 48 h. tödteten. Die Kulturen waren in der Regel nicht älter als 18 Stunden. Die Bacillen einer solchen Kultur wurden in 1 ccm steriler Bouillon aufgeschwemmt und $^1/_4$ ccm dieser Aufschwemmung einem Meerschweinchen, bei dem vorher ein intraperitoneales Exsudat erzeugt worden war, mittelst einer Pravazspitze in die Bauchhöhle injicirt. (Bei den Versuchen mit abgetödteten Milzbrandbacillen wurde die Bouillonaufschwemmung ca. 5 Minuten lang im Wasserbade auf 80° erhitzt.) Von Zeit zu Zeit wurde dann mit einer Glascapillare Exsudat aus der Bauchhöhle entnommen. In der Regel waren nach ca. 15 Minuten die meisten Bacillen von den Leucocyten aufgenommen. Ein Theil der Milzbrandbacillen befindet sich in der Regel noch extracellulär. Auch das Studium dieser in ihrem Verhalten zum Neutralroth ist sehr interessant. Da hierüber aber im Buchner'schen Laboratorium eingehendere Untersuchungen von Nakanishi[1]) angestellt worden sind, so kann ich mich hier mit einem Hinweis auf dieselben und eine Bestätigung ihrer Angaben begnügen.

Die Zellen der Fig. 3 entstammen dem Exsudate eines Meerschweinchens, welches, $^1/_4$ h. vor der Entnahme, abgetödtete Milzbrandbacillen injicirt erhalten hatte. Die Zeichnung wurde unmittelbar nach der Fertigstellung und Einstellung des Präparates mit der Zeiss'schen Oelimmersion begonnen. Wir sehen in den Zellen *a*, *b*, *c*, *d* und *e* mehr oder minder lange und veränderte, mit Neutralroth intensiv gefärbte Milzbrandstäbchen. (Die extracellulären Stäbchen hatten kaum eine Spur der Farbe angenommen.) Die wesentlichste Veränderung der Bacillen besteht in einer unregelmässigen, namentlich an den Enden deutlichen Aufquellung, sowie in einem Zerfall zu reihenweise angeordneten Körnchen. Der Vorgang der Aufquellung und des Zerfalls konnte unter dem Mikroskope beobachtet werden[2]). Die

1) Münch. med. Woch. 1900, No. 6.

2) Arnold spricht zuweilen von einer Confluenz mehrerer Granula zu tropfenförmigen Gebilden. Ich habe etwas derartiges nur beim Haemoglobin gesehen, sonst analoge Bilder umgekehrt so deuten müssen, dass ein beginnender Zerfall aufgequollener „tropfenförmiger“ Gebilde in einzelne Körnchen vorlag.

Zelle *a* wurde zuletzt gezeichnet. Bei Beginn der Beobachtung war in der Zelle ein grosses Stäbchen ungefähr wie in der Zelle *d* zu sehen, und rechts davon ein kleines in Grösse und Form am ähnlichsten dem in der Zelle *c* am meisten links liegenden. Während der ca. 15 Minuten dauernden Beobachtung streckte sich das grosse Stäbchen der Zelle *a* und zerfiel theilweise in Körnchen, welche den Bacillenleib — soweit man von einem solchen noch reden darf — verliessen und rechts und links davon ins Protoplasma der Zelle traten. Das kleine rechts gelegene Stäbchen zerfiel in Körnchen, die aber ihre ursprüngliche Anordnung beibehielten. Schliesslich trat ein Stillstand in den Veränderungen ein, so dass die Zelle gezeichnet werden konnte. Die Quellung der Stäbchen ist häufig eine hochgradige bis zu Kugelform, ohne dass es zu einem Zerfall kommt (Zelle *c*, links unten) [1].

Ich konnte derartige Beobachtungen noch häufig wiederholen. Die Zerstörung der intracellulären Bacillen spielte sich stets unter dem Bilde der Aufquellung und des Zerfalls in immer kleinere Körnchen ab, die aber noch lange ihre Färbbarkeit mit Neutralroth beibehielten. Eine nicht färbbare Hülle blieb häufig im Zellleib zurück.

Fig. 2 zeigt die Exsudat-Leucocyten eines Meerschweinchens,

---

1) Ein sehr gutes Object zum Studium der kugeligen Aufquellung sind die Typhusbacillen in Meerschweinchen-Leucocyten. Wenn man vom Peritoneal-Exsudat ungefähr $1/2$ h. nach Injection der Bouillonaufschwemmung entnimmt, so findet man fast in allen Leucocyten der Form nach gut erhaltene Bacillen, einzeln oder in kleinen Fäden von 3—4 Exemplaren. Nach $1^1/_2$ bis 2stündigem Aufenthalt in den Leucocyten sind aber fast alle Bacillen kugelig aufgequollen und äusserst intensiv gefärbt. Die ursprünglichen Fäden sehen dann aus wie kleine Ketten. Ein äusserst zierliches Bild. Man kann den ganzen Vorgang unter dem Mikroskope verfolgen, wenn man nur von Zeit zu Zeit eine Spur Neutralrothlösung zufliessen lässt, damit das Präparat nicht austrocknet.

H. Rossel (18) glaubt, dass bei der intracellulären Abtödtung der Bacterien an eine Einwirkung der Nucleinsäure auf dieselben gedacht werden könne. Im Stadium der Aufquellung reagiren die Bacterien — wie die Färbung mit Neutralroth zeigt — meistens alkalisch, so dass an eine Säurewirkung nur für die ersten schädigenden oder abtödtenden Einwirkungen gedacht werden kann, und auch hier nur in vereinzelten Fällen.

welches bei einigen früheren Versuchen abgetödtete Milzbrandbacillen injicirt erhalten hatte. Ich verwandte es zu dem vorliegenden Versuch mit l e b e n d e n Milzbrandbacillen, da diese von den Leucocyten im Sinne einer Immunisirung vorbehandelter Thiere leichter aufgenommen werden. Vor der Injection der lebenden Bacillen überzeugte ich mich durch eine Probe-Entnahme davon, dass die Exsudatzellen keinerlei bacillenähnliche Einschlüsse enthielten. Im übrigen verfuhr ich wie bei dem vorigen Versuch.

Der Unterschied zwischen diesen Bacillen und den abgetödteten des vorigen Versuches ist auffallend. Hier ist kaum etwas von Aufquellung und Zerfall zu sehen, die Intensität der Färbung ist eine viel geringere, und die letztere blieb vor allem nur wenige Minuten bestehen. Die meisten Zellen konnten in Folge dessen nur skizzirt werden, die Farbe musste z. T. nachträglich eingezeichnet werden.

Fig. 4 zeigt die Exsudat-Leucocyten eines Meerschweinchens, welches M e e r s c h w e i n c h e n - L e u c o c y t e n, die einige Minuten einer Temperatur von ca. 50° ausgesetzt gewesen waren, injicirt erhalten hatte. In der Zelle *a* sehen wir einen Leucocyten, der einen anderen durch Phagocytose aufgenommen hat. Der Kern des inneren Leucocyten ist gefärbt, während das Protoplasma ungefärbt geblieben ist. Dies ist die Regel für durch Phagocytose aufgenommene Leucocyten, so lange sie in ihrem Wirthe noch ein morphologisches Ganzes bilden. Auch färbbare Einschlüsse des inneren Leucocyten fand ich stets ungefärbt.

Das Schicksal dieser durch Phagocytose aufgenommenen Leucocyten wird durch die Zellen *b* und *d* illustrirt. In beiden Zellen lagen bei Beginn der über $1^1/_2$ h. Stunden sich erstreckenden Beobachtung morphologisch intacte Leucocyten, wie in der Zelle *a*.

Die Abgrenzung des inneren Leucocyten gegen den äusseren ist im Anfang stets eine scharfe. Infolge eines ganz eigenthümlichen, am besten vielleicht mit dem Ausdrucke „Auslaugung“ zu belegenden Vorganges, strömten in der Zelle *b* sowohl Kern als Protoplasmabestandtheile des inneren Leucocyten in das Protoplasma des äusseren, wobei man den Eindruck gewann, dass an der Grenze beider Leucocyten ein gewisser Wiederstand überwunden wurde. Die ausgelaugten Bestandtheile nahmen im äusseren, lebenden Leuco-

cyten eine ganz unregelmässige Lage ein und behielten noch lange ihre Färbung bei. Der innere Leucocyt schrumpfte bedeutend zusammen. (S. unterer Pol der Zelle *b*.)

Ganz anders verhielt sich der innere Leucocyt in der Zelle *d*. Hier verschwand bald jede Begrenzung des inneren gegen den äusseren Leucocyten und die gefärbten Kern- und Protoplasmatheile lagen frei in der einschliessenden Zelle.

In der Zelle *c* liegt ein durch Phagocytose aufgenommenes rothes Blutkörperchen. Bei Beginn der Beobachtung stellte es eine leuchtend roth gefärbte Kugel dar, während sonst in der Zelle keinerlei gefärbte Gebilde vorhanden waren. Nach und nach traten aber immer mehr gefärbte Körnchen in das Zellprotoplasma, und schliesslich blieb ein fast ungefärbter „Blutschatten" in der Zelle zurück.

An den mit Neutralroth vital gefärbten Gebilden erkennt man sehr häufig einen hellen Hof, der auch in den Zeichnungen mehr oder minder deutlich zum Ausdruck kommt. Dieser Hof scheint in vielen Fällen wenigstens zu dem aufgenommenen Gebilde selbst zu gehören (Schleimhüllen?). Bei vitaler Färbung mit Methylenblau nimmt er häufig den Farbstoff an, z. B. bei der Gonococcenfärbung.

Ich erwähnte bereits in meiner vorläufigen Mittheilung, dass in den Eiterzellen des gonorrhoischen Urethralsecrets häufig l e u c h t e n d r o t h g e f ä r b t e K u g e l n v o r k o m m e n. Ich habe diesen Gebilden später grosse Aufmerksamkeit geschenkt und bin zu der Ueberzeugung gekommen, dass sie einen doppelten Ursprung haben können. Die Kugeln treten häufig dann auf, wenn es durch instrumentelle Eingriffe zu leichten Blutungen in die Urethra gekommen ist und sind z. T. nichts anderes als durch Phagocytose aufgenommene rothe Blutkörperchen. Ein anderer Theil dieser Kugeln hat einen ganz anderen Ursprung. Ich wurde auf denselben aufmerksam, als ich den Inhalt einer gonorrhoisch erkrankten Samenblase kurz nach der Expression derselben untersuchte. Das Secret enthielt zahlreiche lebende Spermatozoen, auf deren Verhalten zum Neutralroth ich vielleicht an anderer Stelle näher eingehe. Hier möchte ich nur erwähnen, dass f a s t i n a l l e n Eiterkörperchen neben fuxinrothen Gonococcen orange- bis braunroth gefärbte Spermatozoenköpfe lagen, die theils ihre charakteristische Form behalten hatten, theils aber

zu Kugeln aufgequollen waren, die sich in allen Punkten genau wie die Kugeln der früher untersuchten Urethral-Secretzellen verhielten. Schwanz und Mittelstück der Spermatozoen waren theils erhalten und leicht roth gefärbt, theils in zahlreiche kleine rothe Kugeln zerfallen, die durch ihre Anordnung noch deutlich den Verlauf des Fadens erkennen liessen. Innerhalb des roth gefärbten Kopfes war häufig ein ungefärbter kleiner Streifen zu sehen, der vermuthlich identisch ist mit den z. B. im Kopfe der Hundespermatozoen zu findenden, mit Osmium sich färbenden Gebilde, die ich (32) im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48, Tafel XII, Fig. 8 abgebildet habe.

Dieser Befund veranlasste mich, das Verhalten intracellulärer Fetttröpfchen zum Neutralroth zu untersuchen. Ich injicirte deshalb in die Bauchhöhle von Meerschweinchen eine Suspension von Olivenöl in Bouillon. Die Fetttröpfchen wurden prompt von den Leucocyten aufgenommen, blieben aber völlig ungefärbt. Ich injicirte ferner getrocknetes und nachher fein pulverisirtes Hühnereiweiss.

In den Leucocyten traten darauf grosse matt orangeroth gefärbte unregelmässig contourirte Schollen auf.

Ich stellte nun noch weitere Untersuchungen darüber an, ob nicht doch auch auf einem anderen Wege als dem der Phagocytose vital färbbare Gebilde in den Leucocyten auftreten können.

Ich dachte hierbei zunächst an die Vacuolen, von denen es in der einschlägigen Literatur oft genug behauptet worden ist, dass sie sich vital färben können[1]). Ich glaube, dass ein grosser Theil dieser Angaben auf einem allerdings sehr nahe liegenden Irrthum beruht, der darauf zurückzuführen ist, dass viele sich vital färbende Zelleinschlüsse Kugelform haben und im fixirten Präparat — da sie sich dort vielfach nicht färben — den Eindruck von Vacuolen erwecken. Ganz besonders instructiv bezüglich dieser Frage war mir der Eiter eines Prostataabscesses. Fast jede Zelle dieses Eiters enthielt mehrere unzweifelhafte

1) Teichmann (l. c. pg. 33) behandelt die Färbung der „Vacuolen“ ausführlich, fügt aber hinzu: „wir wollen der Kürze halber diesen Ausdruck beibehalten, obwohl auch wir die betreffenden Bildungen nicht für Flüssigkeitsräume halten.“

Vacuolen, und in jeder Vacuole befanden sich mehrere ungefärbte Diplococcenpaare (keine Gonococcen), die eine lebhafte Molecularbewegung zeigten.

Im körnigen Protoplasma lagen ausserdem ziemlich intensiv gefärbte kurze Stäbchen meistens in Diploform. Die Vacuolen selbst aber waren völlig ungefärbt. Es stimmt dies ja auch mit den Befunden bei den Vorticellen überein. Ich ging nun auch so vor, dass ich eine Zeit lang jede Zelle, die vital gefärbte Kugeln enthielt, mittelst physiologischer Kochsalzlösung entfärbte. Niemals fand ich dann bei der Untersuchung mit enger Blende innerhalb der entfärbten Kugeln Partikel, die die Brown'sche Molecularbewegung zeigten, überhaupt traten dann meistens Structuren auf, die Vacuolen mit Sicherheit ausschliessen mussten.

Mir ist die vitale Färbbarkeit der Vacuolen in den Leucocyten im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Ich suchte ferner auf experimentellem Wege zu entscheiden, ob nicht mechanische Einflüsse, die eine partielle Schädigung des Protoplasmas hervorrufen können, zu einem Auftreten vital färbbarer Gebilde führen. Ich injicirte zum Beispiel in die Bauchhöhle von Meerschweinchen chinesische Tusche sowie feinste Eisenstäubchen. Man könnte sich ja denken, dass derartige Substanzen, wenn sie in der Zelle liegen, auf diese einen Reiz ausüben, und dass die Zelle auf diesen Reiz hin um den Fremdkörper einen Stoff ausscheidet, der sich vital mit Neutralroth färbt. Ich habe niemals etwas derartiges beobachten können, obwohl ich nie versäumte, das Präparat, welches doch stets vital gefärbte Kugeln enthielt, unter steter Beobachtung zu entfärben. Ich hätte dann doch wenigstens einige male im Inneren einer solchen Kugel nach der Entfärbung ein Tuschekörnchen etc. finden müssen. Eine derartige Ausscheidung um den Fremdkörper trat auch dann nicht auf, wenn ich durch leichtes rotirendes Reiben des Deckgläschens auf dem Objectträger eine partielle Schädigung des Protoplasmas derjenigen Zellen herbeizuführen versucht hatte, die die Körnchen enthielten.

Ich kam innerhalb des Rahmens meiner Untersuchungen also zu dem Schlusse, dass die sich in den Leucocyten vital färbenden

Substanzen eiweissartiger Natur und durch Phagocytose aufgenommen sind, dass ferner eine andere Art der Entstehung dieser Gebilde als durch Phagocytose unbewiesen und unwahrscheinlich ist. Die „specifischen“ Granulationen möchte ich hier nicht näher in Betracht ziehen, da wir über ihre Entstehung nichts Bestimmtes wissen.

III. Ueber die Abhängigkeit der Färbung von der Lage des färbbaren Gebildes innerhalb der Zelle.

Wir hatten im vorigen Abschnitte gesehen, dass abgetödtete Milzbrandbacillen, wenn sie von Leucocyten aufgenommen sind, sich mit Neutralroth sehr intensiv färben, dass aber auch extracelluläre Milzbrandbacillen in der gleich starken Farblösung eine wenn auch sehr geringe Färbung annehmen. Es galt nun zu entscheiden, ob die so intensive Färbung innerhalb der Zelle gebunden sei an die Lage, oder ob sie nur hervorgerufen sei durch irgendwelche in der Zelle aufgetretenen Veränderungen des Bacillus selbst, in dem Sinne, dass der Bacillus, nachdem die Veränderungen einmal eingetreten wären, seine intensive Färbbarkeit auch extracellulär beibehalten würde. Das letztere ist aber durchaus nicht der Fall. Man kann sich auf folgende Weise davon überzeugen: Wenn man sich ein Exsudat verschafft hat, wie es den in Fig. 3 abgebildeten Zellen entspricht, und ein Präparat angefertigt hat mit einem recht dünnen und elastischen Deckgläschen, so wird es nicht schwer sein, mittelst eines Streifen Fliesspapiers so viel Flüssigkeit seitlich abzusaugen, dass die Leucocyten deutlich platt gedrückt erscheinen. Wenn man sich nun mit einer starken Trockenlinse einen Complex von Zellen einstellt, die recht zahlreiche und intensiv gefärbte Milzbrandbacillen enthalten, so gelingt es leicht, durch sanften, mittelst einer Präparirnadel ausgeübten Druck auf das Deckgläschen die eine oder andere dieser Zellen zum Platzen zu bringen. Mir ist dies fast regelmässig geglückt, und ich konnte dann stets beobachten, dass die Milzbrandbacillen an der lädirten Stelle die Zelle verliessen und

im Momente des Austritts sich fast völlig entfärbten. Der ganze Vorgang nahm nie mehr als 4 bis 5 Sekunden in Anspruch.

Auch bei allen anderen Mikroorganismen, die ich daraufhin geprüft habe, sowie bei Spermatozoen, trat diese Entfärbung beim Austritt aus der Zelle ein. Die Kerne der durch Phagocytose aufgenommenen Leucocyten blieben aber unverändert gefärbt. Die Zerfallsprodukte der rothen Blutkörperchen blassten deutlich ab, ohne dass völlige Entfärbung eintrat.

Ich komme nun zu der zellphysiologisch so interessanten Thatsache, dass nicht alle Zellorte dem Eintritte der vitalen Färbung gleich günstig sind. Ich wurde zu einer Untersuchung dieser Verhältnisse veranlasst durch die bereits mitgetheilte Beobachtung, dass intensiv gefärbte Gonococcen sich entfärben, wenn sie bei Ortsveränderungen des Leucocyten in das periphere Hyaloplasma gelangen. Diese Beobachtung ist inzwischen von Richter (42) auch für das Methylenblau bestätigt worden. Grosse Gebilde, wie Milzbrandbacillen, eignen sich für diese Untersuchungen nicht, da die durch Phagocytose aufgenommenen Elemente im allgemeinen eine um so grössere Neigung haben, auch bei Ortsveränderungen der Zelle im centralen körnigen Protoplasma — dem Granuloplasma — liegen zu bleiben, je grösser sie selbst sind. Je kleiner die aufgenommenen Gebilde sind, um so leichter folgen sie den Strömungen des Granuloplasmas in die Ausläufer des Hyaloplasmas hinein, dabei nehmen sie häufig eine endständige Stellung ein, das heisst, sie liegen an der Grenze des Hyalo- und Granuloplasmas.

Die Ausläufer des Granuloplasmas sind manchmal so schmal, dass die endständigen Gonococcen wie eine kolbige Anschwellung desselben erscheinen und nur mittelst eines äusserst feinen Fadens von Granuloplasma mit der centralen grösseren Anhäufung desselben zusammenhängen. In dieser endständigen Lage ist der Gonococcus stets nur schwach gefärbt, selbst wenn im Centrum der Zelle tief fuchsinrothe Coccen liegen. Er ist fast vollständig vom Hyaloplasma umschlossen, und man erwartet, dass er sich im nächsten Momente gänzlich vom Granuloplasma loslöst. Dies tritt aber nur selten ein. In den meisten Fällen fliesst eine grössere Menge Granuloplasma nach, der Gonococcus verliert

seine vorgeschobene endständige Stellung, auch der Ausläufer des Hyaloplasmas wird kürzer, und bald ist der Gonococcus wieder von einem deutlichen Mantel von Granuloplasma umschlossen. Seine Färbung nimmt alsdann bald wieder zu. In anderen selteneren Fällen kommt es aber thatsächlich zu einer Loslösung des Gonococcus vom Granuloplasma. Der Ausläufer der letzteren wird wieder eingezogen, und der Gonococcus liegt eine Zeit lang völlig ungefärbt und nur durch einen charakteristischen Reflex bei enger Blende kenntlich im Hyaloplasma. Wenn dann aus irgend welchen Gründen die amöboiden Bewegungen aufhören und der Leucocyt wieder Kugelform annimmt, so wird das Hyaloplasma vom Granuloplasma gleichsam eingezogen, es verschwindet. Hierbei gelangt auch der Gonococcus wieder ins Granuloplasma, und allmählich tritt seine Färbung wieder auf. Einen Austritt der Gonococcen aus dem Verbande der Zelle habe ich nie beobachtet.

Es empfiehlt sich nicht, bei diesen Untersuchungen, die übrigens an die Geduld und Ausdauer des Beobachters die grössten Anforderungen stellen, einen heizbaren Objecttisch zu verwenden, der zu seiner Regulirung doch stets ein grosses Theil Aufmerksamkeit verlangt. Es genügt vielmehr vollkommen, in die nächste Nähe des Mikroscopes eine Wärmequelle, z. B. eine Gasglühlampe, zu stellen.

Auch bei dem Vorgange der Phagocytose kann man sich von der Richtigkeit der oben mitgetheilten Beobachtungen überzeugen. Das aufzunehmende Gebilde wird nämlich immer erst vom Hyaloplasma umflossen, gelangt dann ins Granuloplasma, nimmt aber stets erst in diesem eine Färbung an. Sehr interessant ist in dieser Beziehung die Aufnahme menschlicher Spermatozoen von Meerschweinchen - Leucocyten. Diese Aufnahme findet sowohl vom Kopfe als vom Schwanze des Spermatozoons aus statt. Die Aufnahme vom Schwanze aus scheint merkwürdiger Weise die häufigere zu sein. Man findet dann vielfach folgendes Bild: Der Leucocyt zeigt an einer Stelle einen lediglich aus Hyaloplasma bestehenden Fortsatz, im Inneren desselben sieht man bei enger Blende deutlich einen ungefärbten Spermatozoenkopf, der zugehörige Schwanz liegt aber geschlängelt und mehrfach geknickt, sowie deutlich gefärbt im Granuloplasma. Auch bei der Aufnahme des Spermatozoons vom Kopfe

aus tritt eine Färbung desselben im Hyaloplasma niemals ein, obwohl sich die Köpfe lebender, d. h. sich schlängelnder menschlicher Spermatozoen, auch extracellulär, zuweilen orangeroth färben.

Bei der Aufnahme von abgetödteten Milzbrandbacillen liegen die Verhältnisse ähnlich. Ich studirte diese Aufnahme besonders an den Exsudat-Leucocyten der weissen Maus, da diesen relativ kleinen Zellen die Aufnahme so grosser Gebilde beträchtliche Schwierigkeiten bereitet, und man deshalb häufig Milzbrandstäbchen findet, die nur an einem Ende von einem Leucocyten umflossen sind, während der grösste Theil des Bacillus noch extracellulär liegt. Der Leucocyt sieht dann vielfach aus wie eine ganz eigenthümlich gestaltete knopfförmige Endanschwellung des Bacillus. An einer Stelle des Leucocyten befindet sich in der Regel eine Einschnürung, die das Bacillenende fest zu umgreifen scheint. Obwohl nun abgetödtete Milzbrandbacillen extracellulär, wenn auch schwach, gefärbt sind, bemerkte ich an dem von dem Leucocyten aufgenommenen Theil unter den beschriebenen Bedingungen niemals die Spur einer Färbung. Die letztere trat vielmehr erst ein, wenn das Stäbchen völlig von der Zelle umflossen war, wobei diese übrigens selbst häufig eine langgestreckte Form annahm. Häufig blieb aber auch nach völliger Aufnahme die Färbung aus, ich vermochte aber nicht zu entscheiden, ob dies auf eine Schädigung der Zelle oder auf eine partielle Lage des aufgenommenen Bacillus im Hyaloplasma zurückzuführen war. Die Beurtheilung der Lage grösserer intracellulärer Gebilde bietet überhaupt einige Schwierigkeiten. So hat es häufig den Anschein, dass Milzbrandbacillen theils im Granuloplasma, theils im Hyaloplasma liegen, bei genauem Zusehen aber erkennt man bisweilen, dass der anscheinend im Hyaloplasma liegende Theil noch von einem schmalen Saume Granuloplasma umgeben ist. Mit Rücksicht auf die mitgetheilte Beobachtung von der entfärbenden Wirkung des Hyaloplasmas auf Gonococcen könnte man nun erwarten, dass Milzbrandbacillen in ihrem im Hyaloplasma oder in der Nähe desselben liegenden Theil ungefärbt, in dem im Granuloplasma gelegenen Theil aber gefärbt wären. Ich habe eine derartige Beobachtung aber nie gemacht, sondern in solchen schwer zu beurtheilenden Fällen den Bacillus stets im Ganzen gefärbt oder ungefärbt gefunden. Dagegen trat die ent-

färbende Eigenschaft des Hyaloplasmas der Meerschweinchen-leucocyten deutlich hervor bei der Aufnahme abgetödteter, extracellulär leicht gefärbter Typhusbacillen und Gonococcen.

Auch innerhalb der Vacuolen tritt, wie ich mehrfach constatiren konnte, eine vitale Färbung mit Neutralroth nicht ein.

Aeusserst interessant ist das Verhalten des aus den intracellulären rothen Blutkörperchen in das Protoplasma des einschliessenden Leucocyten ausgetretenen Hämoglobins. Besonders instruktiv war das Blut einer leukämischen Patientin. Ich hatte einen Tropfen vom Ohrläppchen entnommen und denselben ungefähr mit der zehnfachen Menge Neutralrothlösung gemischt über Nacht, vor Austrocknung geschützt, stehen lassen. Am anderen Morgen waren die Leucocyten erfüllt von farblosen Blutschatten und von Hämaglobin, welches mit *Neutralroth äusserst intensiv gefärbt war.* Die Leucocyten sandten zahlreiche Ausläufer aus und zogen sie wieder ein. Das Hämaglobin folgte allen diesen Strömungen des Granulo- und Hyaloplasmas, bildete bald langgestreckte Fäden, bald Ringe, bald grössere, bald kleinere Kugeln. Die Färbung war *völlig* unabhängig von der Lage, und die gegenseitige Durchtränkung des Hyaloplasmas und des Hämaglobins eine so innige, dass die hyaloplasmatischen Ausläufer *vielfach in toto gefärbt erschienen*, und man niemals auf den Gedanken gekommen wäre, dass hier eine Mischung zweier sich dem Farbstoff gegenüber verschieden verhaltender Eiweisskörper vorliege, wenn man nicht kurz vorher beobachtet hätte, wie das gefärbte Hämoglobin in den ungefärbten hyaloplasmatischen Ausläufer strömte. Da die Färbung des intracellulären Hämoglobins, wie wir gesehen haben, auch unabhängig ist von dem Leben der Zelle, ebenso wie die Kernfärbung des inneren Leucocyten, so können wir sie auch nicht als eine „vitale“ in unserem Sinne ansehen. *Im Uebrigen habe ich innerhalb des Rahmens meiner Untersuchungen die Ueberzeugung gewonnen, dass im Hyaloplasma eine vitale Färbung der Zelleinschlüsse nicht eintritt resp. nicht lange bestehen bleiben kann.*

Ich hatte nun schon in meiner vorläufigen Mittheilung erwähnt, dass auch innerhalb des Granuloplasmas neben gefärbten

auch ungefärbte Gonococcen liegen können. Bei einer näheren Untersuchung dieser Verhältnisse kamen zwei Möglichkeiten in Betracht. Das verschiedene Verhalten zum Farbstoff konnte seinen Grund haben einmal in irgend einer besonderen Eigenschaft des sonst färbbaren Gebildes selbst, das andere Mal in irgend einer Besonderheit seiner Lage. Die letztere Möglichkeit ist a priori durchaus nicht von der Hand zu weisen, wenn wir nur bedenken, dass Hyaloplasma und Granuloplasma nur in Ausnahmefällen (bei amöboiden Bewegungen und bei der Phagocytose) örtlich leicht getrennt erkennbar sind. In der ruhenden Zelle durchflechten sie sich innig, und es ist völlig unmöglich zu erklären, dieser Gonococcus liegt im Hyaloplasma, jener im Granuloplasma. Ich sah keinen Weg, der Entscheidung dieser Frage näher zu treten. Dagegen war die andere Möglichkeit der experimentellen Bearbeitung zugänglich durch Untersuchungen

IV. Ueber die Abhängigkeit der vitalen Färbung intracellulärer Mikroorganismen von ihrem Lebenszustande.

Ich muss hier eine Angabe Metschnikoffs (23) erwähnen, die bisher sehr wenig Beachtung gefunden hat und in die Litteratur über die vitalen Färbungen nicht aufgenommen worden ist. Die Angabe lautet: „Wenn man zu einem Tropfen Exsudat, welches Phagocyten und Bacterien enthält, etwas von einer ungiftigen schwachen Lösung einer basischen Anilinfarbe zusetzt, so werden die intracellulär abgetöteten Bacterien intensiv gefärbt, während die lebendigen farblos bleiben. Wenn dagegen die Verdauung der Bacterien bereits Fortschritte gemacht hat, so färben sich diese Mikroben nur ungenügend und theilweise und bleiben schliesslich gänzlich ungefärbt. Die Membran ist viel fester als der Inhalt und bleibt oft lange im Inneren des Phagocyten.“ Ueber die verwandten Farbstoffe giebt M. nichts an. Das Neutralroth scheint nicht benutzt worden zu sein. Ich fand die Angabe M's. erst, als ich meine Untersuchungen fast beendet hatte.

Es ist klar, dass eine Bestätigung dieser Thatsache auch praktisch von der allergrössten Bedeutung sein würde, z. B. für

unsere Auffassung von der Infectiosität der Gonorrhoe. Wenn man bedenkt, dass in bestimmten Stadien dieser Erkrankung die überwiegende Mehrzahl aller im Secret befindlichen Gonococcen intracellulär liegt, und dass sich von diesen intracellulären häufig fast alle vital färben lassen, so würde, die Richtigkeit der Metschnikoff'schen Angabe vorausgesetzt, ein Mensch in diesem Stadium nicht infectiöser sein, als ein chronisch kranker, der in spärlichem Secret nur wenig extracelluläre Gonococcen hat. Es müsste sich dies auch beim Culturverfahren ausprägen. Dies ist aber durchaus nicht der Fall, vielmehr ist nach den Erfahrungen an unserer Klinik, ceteris paribus, die Zahl der aufgehenden Colonien um so grösser, je mehr Gonococcen im Ausgangsmaterial vorhanden waren, gleichviel ob diese extra- oder intracellulär lagen.

Einer einschränkenden Ergänzung bedarf die Angabe Metschnikoffs, wenigstens was das Neutralroth anbetrifft, jedenfalls in dem Sinne, dass das Ausbleiben der Färbung unter sonst derselben günstigen Bedingungen, noch nicht dafür spricht, dass der ungefärbte Mikroorganismus lebt. Denn wir haben im vorigen Capitel gesehen, dass sich gefärbte Gonococcen entfärben, wenn sie ins Hyaloplasma gelangen.

Die Metschnikoff'sche Angabe ist in ihrer allgemeinen Fassung jedenfalls nicht gültig, aber es liegen ihr richtige Beobachtungen zu Grunde.

Wenn man einem Meerschweinchen abgetötete und einem anderen lebende Milzbrandbacillen in die Bauchhöhle injicirt, beide Thiere nach einer bestimmten Zeit tötet, die getöteten Thiere etwa eine Stunde lang ruhig liegen lässt, und dann die Exsudat-Leucocyten mit Neutralroth untersucht, so wird man in den Zellen des ersten Thieres massenhaft gefärbte Milzbrandbacillen finden, während die intracellulären Bacillen beim zweiten Thiere keinerlei Färbung aufweisen. Es wäre dieser Versuch ohne weiteres im Sinne Metschnikoffs zu deuten.

Wenn man aber schneller vorgeht, namentlich bei der Untersuchung des zweiten Thieres, und ca. 10 Minuten nach der Injection aus der Bauchhöhle entnimmt, so wird man im wesentlichen die Verhältnisse finden, die in den Figg. 2 u. 3 zum Ausdruck kommen, d. h. Färbung sowohl der tot als auch der lebend injicirten Bacillen. Ein wesentlicher Unterschied besteht

nur darin, dass die lebend injicirten Bacillen sich äusserst schnell wieder entfärben. Darin liegt allerdings noch kein Beweis, dass die gefärbten intracellulären Milzbrandbacillen auch thatsächlich leben und die Entfärbung könnte auf irgend eine äussere die Zelle treffende Schädigung zurückzuführen sein. Wir werden später sehen, dass die Verhältnisse hier ziemlich verwickelt sind, und dass ein Beweis für das Leben aller lebend injicirten und nun intracellulär liegenden Milzbrandbacillen nicht erbracht werden kann. Dagegen ist es nicht schwer, sich in einem Einzelfalle zu überzeugen, dass ein gefärbt in einer Zelle liegender Milzbrandbacillus leben, das heisst sich vermehren kann. Zu diesem Zwecke genügt es, sich eine Zelle einzustellen, die nur wenige gefärbte Milzbrandglieder enthält, z. B. Zelle *a* in Fig. 2.

Man muss sich davon überzeugen, dass keine ungefärbten Glieder in derselben vorhanden sind, und dass während der nun folgenden längeren Beobachtung keine Stäbchen neu aufgenommen werden. (Ich habe das letztere übrigens unter derartigen Bedingungen niemals gesehen.)

Man wird nun leicht constatiren können, dass nach der bald eintretenden Entfärbung innerhalb weniger Stunden eine deutliche Vermehrung der intracellulären Milzbrandbacillen eingetreten ist. Häufig wird die Zelle dabei gesprengt. Wenn man ein derartiges Präparat über Nacht — vor Austrocknung geschützt — liegen lässt, so findet man am anderen Morgen überhaupt keine Zellen mehr, sondern das ganze Gesichtsfeld ist erfüllt von dicht gedrängten Bacillen. Bemerkenswerth ist, dass bei der Entfärbung der lebend injicirten Milzbrandbacillen auch diejenigen gefärbten Körnchen etc. betroffen werden, die in anderen Zellen ihre Färbung lange beizubehalten pflegen.

Man kann sich dies besonders anschaulich machen, wenn man einem Meerschweinchen neben lebenden Milzbrandbacillen irgendwelche abgetöteten Bacterien in die Bauchhöhle injicirt, z. B. die Aufschwemmung einer Cultur von Vibrio Metschnikoff, der seine Färbbarkeit in den Meerschweinchenleucocyten lange beizubehalten pflegt. Man findet dann leicht Zellen, die beide Arten von Mikroorganismen enthalten, und kann sich davon überzeugen, dass die Entfärbung häufig fast gleichzeitig an beiden Arten

auftritt. Da sowohl tote Milzbrandbacillen als tote Vibrionen ihre Färbung in den Zellen lange beizubehalten pflegen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass das die Entfärbung herbeiführende Moment in den Lebensfunctionen der intracellulären Milzbrandbacillen zu suchen ist. Ob in unserm Falle das vom Milzbrandbacillus ausgehende entfärbende Moment den Vibrio direct oder indirect durch Vermittlung der vielleicht geschädigten Zelle trifft, ist nicht ohne Weiteres zu entscheiden. Möglicher Weise kommen beide Factoren in Betracht und unterstützen sich gegenseitig zu verstärkter Wirkung. Bezüglich der sich so intensiv und lange färbenden Gonococcen des Urethralsecrets habe ich bereits ein Moment angeführt, welches für ihren ungeschwächten Lebenszustand spricht, nämlich das relativ üppige Wachstum derselben beim Culturverfahren. Man kann diese Anschauung noch stützen durch Beobachtungen mittelst des Isolirverfahrens. Wenn man nämlich die durch 5 Minuten langes Erhitzen auf 60° sicher abgetöteten Gonococcen einer frischen ca. 17 Stunden alten Cultur von den isolirten menschlichen Leucocyten aufnehmen lässt, so kann man alsbald einen Umschlag der fuchsinrothen Farbe in eine mehr orangerothe und ein deutliches Aufquellen der Coccen constatiren. Es sind dies dieselben Erscheinungen, die an diesen Coccen in den Leucocyten des Meerschweinchens beobachtet werden können. Die Gonococcen des Urethralsecrets halten Form und Farbe lange, was doch mit Sicherheit dafür spricht, dass sie nicht schwer geschädigt sein können. Die angeführten Beispiele mögen genügen zum Beweise, dass die oben mitgetheilte Angabe Metschnikoffs, wenigstens was das Neutralroth anbetrifft, in jeglicher Hinsicht einer Einschränkung bedarf. Sie kann zwar in einzelnen Fällen zutreffen, andererseits können sich aber auch lebende Mikroorganismen intracellulär färben und tote ungefärbt bleiben, oder sich so schnell entfärben, dass ihre Färbung der Beobachtung leicht entgeht.

Wie dies zu deuten ist, wird im folgenden Abschnitt besprochen werden.

V. Ueber das Wesen der vitalen Leucocytenfärbung.

Wir haben in den vorigen Kapiteln gesehen, dass sich in lebenden Leucocyten nur solche Gebilde eiweissartiger Natur mit Neutralroth färben, die durch Phagocytose in dieselben aufgenommen sind. Wir sahen aber ferner, dass die Bedingungen dieser Färbung nicht für alle Gebilde dieselben sind. Die Färbung der Mikroorganismen, Spermatozoen etc. war abhängig von der Lage des gefärbten Gebildes innerhalb der Zelle und von dem Lebenszustande der letzteren, dagegen erwies sich die Kernfärbung der inneren, morphologisch intacten Leucocyten, sowie die Färbung des Hämoglobins unabhängig von diesen Momenten. Es ist unbedingt nothwendig, diese beiden prinziell verschiedenen Färbungen streng auseinander zu halten und von „vitaler“ Färbung nur dann zu sprechen, wenn sie sich in der That abhängig erweist von der Vitalität der Zelle. Diese Abhängigkeit kann nicht anders constatirt werden, als dadurch, dass wir künstlich die Zelle in einer ganz bestimmten Weise schädigen, die den Farbstoff selbst nicht beeinflusst, z. B. durch langsame Uebererwärmung, unter steter Beobachtung. Das Ausbleiben der Kern- und Protoplasmafärbung dagegen beweist nicht, dass die Lebensfunktionen der Zelle noch voll erhalten sind.

Die „vitale“ Färbung der Leucocyteneinschlüsse in diesem engeren Sinne erscheint eben wegen ihrer Abhängigkeit von den Lebensfunktionen der einschliessenden Zelle überaus wichtig und bedeutungsvoll. Ihr eingehendes Studium führt zu ganz bestimmten Vorstellungen von dem Wesen dieser Färbung. Indem ich das letztere hier näher bespreche, soweit meine Kenntniss desselben reicht, bin ich mir wohl bewusst, ein äusserst schwieriges Gebiet zu betreten, dessen genaue Erforschung noch in weite Fernen gerückt erscheint. Sollte meine Deutung der mitgetheilten Beobachtungen im weiteren Fortschritt unserer zellphysiologischen Kenntnisse nicht in allen Punkten eine Bestätigung erfahren, so giebt sie doch auf alle Fälle, wie mir scheint, die Richtung der weiteren Forschung an.

Es ist nun nöthig, die chemischen Eigenschaften des ver-

wandten Farbstoffs näher zu betrachten. (Das von mir gebrauchte Präparat stammt aus der Fabrik von Leopold Cassella & Co. in Frankfurt a. Main). Das Neutralroth ist ein dunkelschwarz- grünes Pulver, welches in Wasser und Alkohol leicht löslich ist. Der Farbstoff ist ein Chlorhydrat des Dimethyldiamidotoluphenazins und entsteht bei der Einwirkung von salzsaurem Nitrosomethylanilin auf *m*- Toluylendiamin. Es ist äusserst empfindlich gegen Alkali. Seine carmoisinrothe wässerige Lösung schlägt bei Zusatz von Spuren von Alkali ins Gelborange um. Der Alkaligehalt des Brunnenwassers genügt hierzu (Ehrlich). Ja, der Umschlag tritt sogar ein, wenn wir die Farblösung einige Zeit in dünnen Glascapillaren halten. Salzsäure ruft einen blauen, Schwefelsäure einen grünen Farbenton hervor.

Das Neutralroth ist leicht reductionsfähig, und geht bei der Reduction in einen farblosen Körper, in ein „Leucoproduct", über. Dieses Leucoproduct wird selbst vom indifferenten Sauerstoff der Luft wieder reoxydirt, wobei die ursprüngliche Farbe wieder erscheint. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man eine wässerige Lösung mit Zinkstaub schüttelt, leicht erwärmt und den Zinkstaub absitzen lässt. Die Flüssigkeit wird dann im allgemeinen farblos. Führt man dann leise Schläge gegen das Reagensglas, so senken sich von der Oberfläche der Lösung leichte Wolken des an der Luft reoxydirten Farbstoffes nach unten. Am besten kann man sich von dieser Reoxydation überzeugen, wenn man das Leucoproduct auf ein Stück Fliesspapier giesst. Es tritt sofort wieder eine fuchsinrothe Farbe auf. Derartige, durch indifferenten Sauerstoff reoxydable Farbstoffe bezeichnet man als „küpenbildende", oder autoxydable.

Vergleichen wir nun mit diesen stets leicht in vitro anzustellenden Versuchen die beschriebenen Erscheinungen in den Leucocyten, so fällt in vielen Punkten eine deutliche Analogie auf. Der Farbenwechsel der in den Meerschweinchen-Leucocyten aufquellenden Gonococcen vom Fuchsinroth ins Gelborange deutet ohne weiteres auf eine Zunahme der Alkalescenz der aufquellenden Gebilde hin. Die Entfärbung der Gonococcen im Hyaloplasma, die Wiederfärbung im Granuloplasma, sowie die Entfärbung der Zelleinschlüsse in der geschädigten oder absterbenden Zelle erinnert an die Reagensglasversuche der Reduction und Oxydation.

Gehen wir von dem beschriebenen Versuch mit abgetöteten Milzbrandbacillen aus. Wir haben ein Präparat angefertigt, welches zahlreiche lebende Leucocyten enthält, die abgetötete Milzbrandbacillen aufgenommen haben; ausserdem befinden sich noch zahlreiche abgetötete Milzbrandbacillen extracellulär. Wir lassen nun einen Tropfen dünner Neutralrothlösung unter das Deckglas fliessen, und beobachten, dass zunächst die extracellulären Milzbrandbacillen einen leicht rothen Farbenton annehmen. Bald aber beginnen auch die intracellulären sich zu färben. Während aber die Intensität der Färbung der extracellulären Bacillen annähernd constant bleibt, nimmt die Färbung der intracellulären zu, um innerhalb einer bestimmten Zeit (ca. $^1/_4$ h.) ihr Maximum zu erreichen. Der Unterschied in der Intensität der Färbung zwischen den intra- und extracellulären Milzbrandbacillen ist dann häufig ein so grosser, dass eine vielfach (etwa 30 mal) stärkere Neutralrothlösung nöthig wäre, um die extracellulären gleich stark zu färben.

Während der ganzen Dauer der Beobachtung hat der Leib des Leucocyten auch nicht die Spur einer Färbung angenommen.

Wie kommt der Farbstoff in die intracellulären Milzbrandbacillen? Dass er bei der Phagocytose des Milzbrandbacillus mit aufgenommen wurde, ist ausgeschlossen, denn wir haben ihn erst später zugesetzt. Die geringe Concentration der Farblösung kann auch nicht die Ursache des Ausbleibens der Zellfärbung sein, denn die Concentration genügt vollkommen zur Kern- und Protoplasmafärbung abgetöteter Leucocyten. Wäre dies nicht der Fall, so könnte man annehmen, dass der Farbstoff als solcher Zell- und Bacillenleib durchdringt und nur infolge der hochgradigen Veränderungen, welche die Milzbrandbacillen intracellulär erleiden, infolge der Aufquellung, im Sinne einer rein mechanischen Auffassung ein ganz besonders günstiges Depot dort findet. Dann müsste die Färbung in ihrer Intensität bestehen bleiben, wenn der Bacillus den Zellleib verlässt. Wir haben aber gesehen, dass die Färbung in diesem Falle auf den Grad der ursprünglich extracellulären hinabsinkt, ebenso wie die Algenzellen sich entfärben, wenn sie die Vacuolen der Vorticelle verlassen. Lebend injicirte und aus der geplatzten Zelle austretende Milzbrandbacillen entfärben sich vollständig. Es bleibt in der That keine andere Mög-

lichkeit bestehen, als dass der Farbstoff in irgend einer für das Auge nicht wahrnehmbaren Modification den Zellenleib durchdringt. Da das Reductionsproduct des Neutralroths farblos ist, und wir auf der anderen Seite wissen, dass das lebende Protoplasma auch noch viel stärkerer Reductionsleistungen fähig ist, als nöthig sind, um das Neutralroth in seine farblose Modification überzuführen, die Reoxydation des Leucoproductes aber keine eigentlichen Zellleistungen beansprucht, so dürfte die Annahme, dass wir es in der That in den beschriebenen Erscheinungen mit Oxydations- und Reductionsvorgängen zu thun haben, keinen ernstlichen Zweifeln begegnen. Diese Annahme kann noch wesentlich gestützt werden durch eine genaue Beobachtung der durch verschiedene Einflüsse hervorgerufenen Entfärbungen der Zelleinschlüsse. Ich hatte in dem I. Abschnitte gezeigt, dass bei einer schnellen Abtötung der Zellen, z. B. durch starkes Erhitzen des frischen Präparates, zunächst noch eine distincte Färbung der Zelleinschlüsse erhalten bleibt, die aber bald verschwindet. Diese Entfärbung geht offenbar auf dem Wege der langsamen Diffusion vor sich. Es tritt nämlich zuerst eine gefärbte Zone in der Umgebung des ursprünglich distinct gefärbten Zelleinschlusses auf, diese Zone wird immer breiter, gleichzeitig wird die Intensität der Färbung geringer und schliesslich zeigt die ganze Zelle mitsamt ihren Einschlüssen einen gleichmässigen leicht rothen Farbenton.

Ganz anders verläuft die Entfärbung bei der Schädigung der Zelle durch langsames Erwärmen. Hierbei verschwindet der Farbstoff, ohne dass man sagen könnte, wohin, obwohl der Vorgang häufig so langsam verläuft, dass eine Diffusion, wie im ersten Falle, dem Auge nicht entgehen würde. Wir wissen nun, dass gerade absterbende Gewebe besonders stark reduciren (Ehrlich) und es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass der Farbstoff in diesem Falle die Zelle als Leucoproduct verlässt. Die geschädigte Zelle reisst allen erreichbaren Sauerstoff an sich und reducirt infolgedessen den Farbstoff.

Der positive Nachweis, dass in der That das Leucoproduct in dem Zellleibe circulirt, erscheint zwar nicht unmöglich, muss aber wegen nicht geringer technischer Schwierigkeiten späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben [1]).

1) Wenn man ein Präparat, welches zahlreiche vital gefärbte

Sehr interessant ist auch die dritte Art der Entfärbung, die wir kennen gelernt haben, nämlich die prompte Entfärbung der Zelleinschlüsse durch Entfernung des pericellulären Farbstoffes mittelst Kochsalzlösung, wobei eine Schädigung der Zelle ausgeschlossen erscheint.

Wir sind in Anbetracht dieser Thatsache zu der Annahme gezwungen, dass die Färbung der Zelleinschlüsse gleichsam in jedem Momente wenigstens theilweise neu entsteht, dass eine fortwährende Circulation von Leucoprodukt durch die Zelle stattfindet, und dass in jedem Momente neues Leucoprodukt in den Einschlüssen in die Oxyform übergeht. Wir müssen hier zwei Dinge streng unterscheiden. Einmal die Thatsache der Färbung dieser intracellulären Milzbrandbacillen überhaupt (bei ungefärbter Zelle), die einfach so gedeutet werden kann,

---

Einschlüsse enthält, eintrocknen lässt, so findet man dann häufig den Zellleib ganz leicht gelb-roth gefärbt. Würde die Menge des in der Zelle circulirenden Leucoproductes auch nur annähernd der Menge des in den Einschlüssen aufgespeicherten Farbstoffes entsprechen, so müsste bei der Oxydation an der Luft eine viel stärkere Färbung des Zellleibes eintreten. Die leicht gelb-rothe Färbung ist nicht als sicherer Beweis für die Circulation des Leucoproductes unter normalen Verhältnissen anzusehen, da beim Eintrocknungsprocess sich naturgemäss die Concentration der Farblösung fortwährend steigert und es ausserdem wahrscheinlich ist, dass die Zelle, bevor sie vollständig austrocknet, ein, wenn auch kurzes Stadium der schweren Schädigung durchläuft. Hierfür spricht die Thatsaahe, dass man in einem nach Arnold angefertigten Dauerpräparat stets weniger gefärbte Gebilde antrifft, als im frischen Präparat. Es kann also der die gelbrothe Färbung hervorrufende Farbstoff ebensowohl aus den durch die terminale Zellschädigung entfärbten Einschlüssen herrühren. Auch Versuche, die ich mit dem von Merck (Darmstadt) neuerdings hergestellten säurefreien 30 % Wasserstoffsuperoxyd anstellte, sind nicht beweisend zu verwerthen. Wenn man einen Tropfen dieses Präparates unter das Deckglas fliessen lässt, so treten sofort zahlreiche Gasblasen auf. Man hat dann Mühe, in den zwischen mehreren einander berührenden Gasblasen frei bleibenden Flüssigkeitsräumen die Zellen wiederzufinden. Dieselben sind dann ganz eigenthümlich verändert. Sie erscheinen grösser und infolge gegenseitiger Abplattung polygonal. Die Färbung der Einschlüsse ist gut erhalten und bleibt es auffallend lange. Auch hier ist der Zellleib leicht gelbroth gefärbt. Aber auch diese Färbung kann nicht mit Sicherheit auf eine Oxydation des circulirenden Leucoproductes durch das Wasserstoffsuperoxyd zurückgeführt werden, da der extracelluläre Farbstoff vorher nicht entfernt werden kann.

dass das in der ganzen Zelle circulirende Leucoprodukt in den intracellulären Milzbrandbacillen indifferenten Sauerstoff findet, durch den es reoxydirt wird; das andere Mal die so auffallende Thatsache, dass der Farbstoff in dem intracellulären Milzbrandbacillus in so hohem Grade aufgespeichert wird. Was den ersten Punkt anbetrifft, so muss es zweifelhaft erscheinen, ob der zur Reoxydation verwandte Sauerstoff stets als „indifferent“ anzusehen ist. Wir müssen in Betracht ziehen, dass der Bacillus in hohem Grade unter dem Einflusse der Zelle steht. Er wird von der letzteren zur Aufquellung und zum Zerfall gebracht und es ist sehr wohl möglich, dass diese doch sicher von den Phagocyten ausgehende Zerstörung auf einem Oxydationsprozess beruht oder doch mit einem Oxydationsprozess verbunden ist. Es erscheint das auch aus vielen anderen Gründen sehr plausibel, namentlich aber deshalb, weil auch lebende intracelluläre Milzbrandbacillen, die doch unter gewöhnlichen Umständen nachgewiesenermaassen reduziren, in der lebenden ungeschädigten Zelle, wenn auch nur kurze Zeit, gefärbt sein können.

Was den zweiten Punkt, die Aufspeicherung anbetrifft, so kommt für unseren Farbstoff möglicherweise die von Ehrlich mitgetheilte Thatsache in Betracht, „dass die Reduktionsstufen der küpenbildenden Farben insgesammt leichter diffundiren als die Farben selbst“. Es würde dann anzunehmen sein, dass in der Zeiteinheit mehr Farbstoff in der Leucoform in die Einschlüsse eindringt, als in der Oxyform dieselben wieder verlassen kann.

Es fände auf diese Weise eine Anhäufung von Farbstoff in den Einschlüssen statt, welche die so auffallende und sonst gar nicht zu erklärende Intensität der Färbung bewirkt, und so lange andauern müsste, als überhaupt noch Farbstoff in irgend einer Form durch die Zelle circulirt [1]).

Es ist, wie erwähnt, im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die vitale Färbung mit Neutralroth in vielen Fällen der Ausdruck eines von der Zelle ausgehenden und auf den Ein-

---

1) In ähnlicher Weise erklärt Pfeffer (31) die Speicherung des Farbstoffes (Methylenblau) in Pflanzenzellen; er nimmt an, dass der Farbstoff in der Zelle in irgend einer Weise in eine nicht oder schwer diosmirbare Verbindung übergeführt wird.

schluss gerichteten Oxydationsprozesses, also gleichsam eine Reizerscheinung des lebenden Granuloplasmas ist, denn ohne diese Annahme kann die Färbung an sich reducirender lebender intracellulärer Milzbrandbacillen nicht erklärt werden.

Pfeffer leugnet, dass sich in lebenden Pflanzenzellen Oxydationsvorgänge abspielen. Der Autor stellte fest, dass in lebenden Zellen bei Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd Färbungen (oder Entfärbungen) auftreten, die auf Oxydation beruhen und folgert aus dem Ausbleiben dieser Färbungen etc. unter normalen Bedingungen, dass vom Protoplasma allein keine Oxydation vermittelt wird. Die Versuche und ihre Ergebnisse sind auf die Leucocyten nicht ohne weiteres übertragbar. Pfeffer selbst giebt an, dass das Wasserstoffsuperoxyd selbst in 0,01%igen Lösungen die Pflanzenzelle leicht schädige. Leucocyten werden bereits durch viel schwächere Concentrationen geschädigt, und die geschädigten Zellen bieten, wie wir gesehen haben, ganz andere Verhältnisse dar. Auch ist es mir zweifelhaft ob H_2O_2 als solches in lebende Leucocyten eindringt. Im Uebrigen konnten auch wir in Leucocyten, die keine fremden eiweissartigen Einschlüsse enthielten, keine Oxydationsvorgänge nachweisen.

Dabei muss eben diesem Granuloplasma oder einem besonders gearteten Bestandtheil desselben die Fähigkeit der Reduktion zuerkannt werden, denn sonst müsste der Farbstoff sichtbar, in der Oxyform, an den Bacillus heranteten.

Das Hyaloplasma dagegen hat, wenigstens dem Neutralroth gegenüber, vorwiegend reducirende Eigenschaften [1].

Wenn es erlaubt ist, sich einmal auf einen teleologischen Standpunkt zu stellen, so verstehen wir jetzt, weshalb die durch Phagocytose aufgenommenen Mikroorganismen fast stets im Granuloplasma gehalten werden. Gerade dieser Zellbestandtheil hat, wie es scheint, die Fähigkeit zu oxydiren und zu zerstören, an ihn scheint die Erreichung des Endzweckes der Phagocytose, die völlige Beseitigung der eingedrungenen Mikroorganismen als solcher geknüpft zu sein. Gelingt der Zelle die Zerstörung des eingelagerten Gebildes leicht, so wird dasselbe — wie wir dies z. B. an den abgetöteten Milzbrandbacillen gesehen haben —

2) Kowalewsky (16) färbte die amöboiden Froschleucocyten vital mit Methylenblau und fand bei ungefärbtem Zellleib central gelegene gefärbte Körnerhaufen. Bezüglich der peripheren Protoplasmaschicht, die lebend den Farbstoff nicht annimmt, schliesst er, dass sie entweder reducirende Eigenschaften habe oder nicht alkalisch reagire. „Möglicherweise wirken beide Momente mit.“

erst in toto gefärbt, allmählich aber nehmen die färbbaren (oxydablen?) Substanzen ab, der Bacillenleib färbt sich nur theilweise, und zerfällt schliesslich in immer kleinere Partikel, deren Färbung nach kürzerer oder längerer Zeit verschwindet.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Phagocytose lebender Milzbrandbacillen. Hier wirken zwei Momente einer intensiven Färbung entgegen, nämlich die reducirende Kraft des Milzbrandbacillus selbst [1]) und die bald auftretende Schädigung der Zelle. So kommt es, dass, wie wir gesehen haben, zwar eine kurze Zeit lang eine Färbung eines lebenden intracellulären Milzbrandstäbchens bestehen bleiben kann durch das Ueberwiegen der Oxydationskraft des Granuloplasmas. Bald aber unterliegt die Zelle in dem Kampfe gegen den stärkeren Feind, sie wird geschädigt und Zelle und Bacillus unterstützen sich gegenseitig in der Reduction des Farbstoffes. So kommt es, dass in einer solchen Zelle nicht nur eine schnelle Entfärbung der Milzbrandbacillen, sondern auch vielfach der anderen zufällig vorhandenen Einschlüsse auftritt. (Vgl. den Versuch mit lebenden Milzbrandbacillen und abgetöteten Vibr. Metschnikoff).

Ein ganz besonderes Verhalten zeigen die Gonococcen in den menschlichen Leucocyten. Hier besteht ein relativ friedliches Zusammenleben. Es tritt weder eine deutliche Schädigung der Zelle durch die Gonococcen, noch eine Auflösung der Gonococcen durch die Zelle ein. Die Folge ist, dass die Färbung der Gonococcen ausserordentlich lange bestehen bleibt, und dass die letzteren ihre charakteristische Form ausserordentlich lange beibehalten.

Bekanntlich hat Ehrlich in seiner klassischen Monographie über das Sauerstoffbedürfniss des Organismus zum ersten Male eingehend und systematisch versucht, die Oxydations- und Reductionskraft lebender Gewebe durch ihr Verhalten zu besonders geeigneten Farbstoffen zu bestimmen. Ehrlich berücksichtigte nur die makroskopisch erkennbaren Erscheinungen an den Geweben und zieht die Zellen, als die eigentlichen Träger dieser Erscheinungen, nur in seinen Schlüssen in Betracht.

1) Müller (27) hat auch die Milzbrandbacillen in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen und auch an ihnen reducirende Eigenschaften nachgewiesen.

Ehrlich geht von der festgestellten Thatsache aus: „dass erstens das lebende Protoplasma Sauerstoff durch chemische Bindung aufnimmt, und dass zweitens ein solches oxydirtes Plasma denselben wieder abgeben und so Oxydation vermitteln kann.“ Er theilt die Sauerstofforte des Protoplasmas in drei Zonen ein: „Die erste von ihnen umfasst die Orte der höchsten Sauerstoffaffinität. Sie verharrt während der normalen Thätigkeit der Organe stets in gesättigtem Zustande und stellt somit, da sie erst im Nothfall, wenn die Zelle unter Sauerstoffmangel existiren soll, verwandt wird, die Sauerstoffreserve des Protoplasmas dar. Die zweite Gruppe enthält diejenigen Sauerstofforte, die während der normalen Thätigkeit der Zelle functioniren, indem sie hierbei bald oxydirt, bald reducirt werden, die dritte diejenigen, die auch während der normalen Thätigkeit der Zelle stets unbesetzt bleiben und die daher eine continuirliche Zugkraft auf den Blutsauerstoff ausüben. Es folgt aus dieser Definition, dass das functionirende Protoplasma gleichsam ein Janusgesicht besitzen muss, indem es einerseits durch Vermittlung seiner sauerstoffgesättigten Orte bestimmte Verbindungen oxydiren und andere Verbindungen mit Hilfe der ungesättigten Gruppen reduciren kann.“ (S. 115, l. c.)

Die hier mitgetheilten Beobachtungen über Reductions- und Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen haben naturgemäss viele Berührungspunkte mit den Ehrlich'schen Untersuchungen an den Geweben. Es ist mir nicht möglich, auf einen Vergleich der Einzelheiten hier näher einzugehen, muss vielmehr auf das Original verweisen. Es besteht in vielen Punkten eine erfreuliche Uebereinstimmung der auf so verschiedenen Wegen gewonnenen Anschauungen. Trotzdem scheint es mir gewagt, die aus den Färbungserscheinungen der Leucocyten auf dem Höhepunkt ihrer Funktion gezogenen Schlüsse ohne weiteres auf die Gewebszellen zu übertragen. Die vielfach ganz spezifischen Funktionen der letzteren (Drüsenzellen), ihre Abhängigkeit von der Blutcirculation, die Schwierigkeit, sie in ganz lebensfrischem Zustande zu untersuchen und zu beobachten, die vielfach gänzlich fehlenden Kriterien ihres Lebenszustandes, mögen die Verhältnisse hier völlig anders gestalten und die Bildung eines einwandsfreien Urtheils bis zur Unmöglichkeit erschweren.

Ehrlich selbst giebt an (l. c. S. 167), dass man die „Phagocyten Metschnikoffs“ nicht mit den von ihm untersuchten Gewebszellen bezüglich der Oxydations- und Reductionserscheinungen indentifiziren dürfe.

Die Versuche, mittelst der vitalen Leucocytenfärbung die Structur des Protoplasmas

aufzuklären, verdienen eine äusserst kritische Beurtheilung. Wenn man bedenkt, in wie kurzer Zeit sich häufig die Phagocytose abspielt, und Gelegenheit hatte, sich zu überzeugen, dass selbst in den physiologischer Weise in den serösen Höhlen stets zu findenden Leucocyten häufig genug Gebilde angetroffen werden, die nur durch Phagocytose in dieselben hineingelangt sein können (rothe Blutkörperchen, Blutplättchen, abgestorbene Leucocyten etc.), so wird man bei jedem Körnchen eines Phagocyten sehr vorsichtig sein mit der Annahme, dass es einen integrirenden Bestandtheil des letzteren bildet. Ich halte es deshalb auch nicht für gerathen, an Leucocyten, die stundenlang in den Maschen des Hollundermarkes sich aufgehalten haben, Untersuchungen über die Anordnung der präformirten Granula anzustellen, wie Arnold dies gethan hat. Schon die Thatsache allein, dass frisch aus der Blutbahn ausgewanderte Leucocyten auf dem Höhepunkte ihrer Funktion in den allermeisten Fällen keinerlei vital färbbare Gebilde zeigen, beweisst, dass die integrirenden Bestandtheile dieser Zellen keine Neigung haben, sich „vital“ zu färben. Auf die Anordnung gefärbter Granula in Reihen möchte ich kein so grosses Gewicht legen, wie Arnold. Auch „Granula“, die sicher durch Phagocytose entstanden sind, zeigen häufig eine reihenweise Anordnung. Ich brauche nur auf die Befunde Przesmyckis am Actinosphärium hinzuweisen. Auch an Leucocyten, die Zelldetritus aufgenommen haben, kann man sich häufig von der reihenweisen Anordnung der ectogenen „Granula“ überzeugen, namentlich bei amöboiden Bewegungen der Zellen.

Dagegen ist die vitale Leucocyten-Färbung mit Neutralroth ganz besonders geeignet, die durch Phagocytose aufgenommenen Gebilde als solche zu erkennen und ihr Schicksal weiter zu verfolgen. Die Empfindlichkeit des Neutralroths gegen Spuren von Alkali, sowie die Eigenschaft der Küpenbildung wird dabei den Zellphysiologen ganz besonders interessiren. Ich theile die Hoffnung Ehrlichs, „dass ein eingehendes Studium dieser Neutralrothmethoden . . . . . in die feinsten Probleme des Zelllebens einführen wird.“ (Anämie S. 86).

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem sehr verehrten Chef, Herrn Geheimrat Neisser, für die Anregung zu der vor-

liegenden Studie und die stets fördernden Ratschläge auch an dieser Stelle aufrichtigen Dank abzustatten.

Zusammenfassung.

I. In lebenden Leucocyten färben sich mit Neutralroth mit Vorliebe solche Substanzen eiweissartiger Natur, die durch Phagocytose in dieselben aufgenommen sind. (Mikroorganismen, rothe Blutkörperchen, Spermatozoen, Zerfallsprodukte anderer Zellen, Blutplättchen, Hühnereiweiss etc.).

II. Die Färbung des grössten Theiles dieser Einschlüsse ist abhängig von dem Leben der einschliessenden Zelle. In stark geschädigten und absterbenden Zellen tritt die Färbung nicht auf, resp. sie verschwindet bald. Es dürfte sich empfehlen, nur diese Art der Färbung als „vitale“ zu bezeichnen.

III. Nicht alle Zellgebiete sind der „vitalen“ Färbung gleich günstig. Eine intensive und andauernde Färbung tritt nur im Granuloplasma auf. Das Hyaloplasma und die Vacuolen sind der Färbung ungünstig.

IV. Die „vitale“ Färbung ist gebunden an die Lage des gefärbten Gebildes in der Zelle. Beim Austritt aus der Zelle tritt Entfärbung ein. (Vergl. den geschilderten Vorgang bei den Vorticellen).

V. Die „vitale“ Färbbarkeit von Vacuolen, sowie von „Stoffwechsel- und Secretionsproducten“ in den Leucocyten, ferner von integrirenden, an den Lebensfunktionen der Zelle activ theilnehmenden Structurelementen ist unbewiesen.

VI. Die „vitale“ Färbung intracellulärer Mikroorganismen ist abhängig von dem Lebenszustande derselben, sowie von der Schädigung, die sie der einschliessenden Zelle zufügen.

VII. Am Granuloplasma lassen sich unter bestimmten Umständen dem Neutralroth gegenüber oxydirende, am Hyaloplasma reducirende Eigenschaften nachweisen.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXXV.

Fig. 1. Carchesium polypinum (nach R. Hertwig) vital mit Neutralroth gefärbt. NV = Nahrungsvacuolen, deren Inhalt (kleine Algen) sich färbte. NV' = farblose collabirte Vacuole nach Austritt der Algen. CV = contractile Vacuole. K = Kern NK = Nebenkern. WK = Wimperkranz.

Fig. 2. Meerschweinchen - Leucocyten, die z. Th. lebende Milzbrandbacillen enthalten.

Fig. 3. Meerschweinchen-Leucocyten mit toten, aufquellenden und zerfallenden Milzbrandbacillen.

Fig. 4. Zellen *a, b* und *d* enthalten abgetötete Leucocyten. Zelle *d* enthält ein rothes Blutkörperchen.

Fig. 5. Aus einem vital gefärbten Gonorrhoe-Präparat. Die Zellen *a* und *b* enthalten neben fuchsinrothen Gonococcen orangerothe Spermatozoenköpfe, Zelle *c* ein rothes Blutkörperchen, die übrigen Zellen nur Gonococcen.

Die Figuren 2—4 sind vom Zeichner der Klinik H. Kröner, die Fig. 1 und 5 vom Verf. angefertigt. (Zeiss $^1/_{12}$.)

Literatur-Verzeichniss.

1. Arnold, Ueber Granulafärbung lebender und überlebender Leucocyten. Virchow's Arch. Bd. 157.
2. Arnstein, Die Methylenblau-Färbung als histologische Methode. Anatom. Anz. Bd. II. 1887.
3. Barker, On the presence of iron in the granules of the eosinophile leucocytes. John Hopkin Hosp. Bullet. N. 42. Oct. 1894.
4. Brandt, Färbung lebender einzelliger Organismen. Biol. Centralbl. Bd. I. 1887. No. 7.
5. Certes, Sur un procédé de coloration des infusoires et des éléments anatomiques pendant la vie. Zoolog. Anz. Bd. IV. 1881.
6. Chrzonczewsky, Zur Anatomie und Physiologie der Leber. Virch. Arch. Bd. XXXV, pg. 153.
7. Ehrlich, Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus. Berlin 1885.
8. Derselbe, Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsch. med. Woch. 1886 No. 4.
9. Derselbe, Zur biologischen Verwerthung des Methylenblau. Biol. Centralblatt Bd. VII. 1886.
10. Derselbe, Ueber Neutralroth. Allgem. medicin. Centralzeitung. 1894. No. 2.
11. Ehrlich und Lazarus, Die Anämie. I. Normale und pathol. Histologie des Blutes. Nothnagels spec. Pathol. und Therapie Bd. VIII. 1898.

12. Galeotti, Richercha sulla colorabilita delle cellule vivente. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie (ausführliche Literatur) Bd. XI. 1894.
13. Gerlach, Ueber die Einwirkung von Farbstoff auf lebende Gewebe; siehe Gierke, Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. I. 1884. p. 83.
14. Heidenhain, Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1875.
15. Kiefer, Eigenbewegung der Gonococcen. Berlin. Klin. Woch. 1896, pg. 83.
16. Kowalewsky, Ueber das Verhalten der morphologischen Bestandtheile der Lymphe und des Blutes zu Methylenblau. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
17. Derselbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. Biol. Centralbl. Bd. IX. 1889.
18. Kossel, H., Ueber die Einwirkung der Nucleinsäure auf Bacterien. Sitzungsber. der physiolog. Gesellschaft zu Berlin. Sitzung vom 8. Dez. 1893.
19. Kühn, Notiz über vitale Reaction der Zellgranula nach subcutaner Methylenblauinjection. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1890. pg. 113.
20. Maurel, Recherches experimentales sur les Leucocytes du sang. Paris 1890.
21. Martinotti, Sopra l'assorbimento dei colori d'anilina per parte delle cellule animali viventi. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. V. 1888
22. Mayer, S., Ueber die Wirkung der Farbstoffe violett B. und Neutralroth. Sitzungsber. des deutsch. naturw. medic. Vereins f. Böhm. Lotos. 1896. No. 2.
23. Metschnitkoff, Ueber die Immunität bei Infectionskrankheiten mit besonderer Berücksichtigung der Cellulartheorie. Lubarsch-Ostertag Ergebnisse, Abth. 1. 1896.
24. Mitrophanow, Ueber Zellen-Granulationen. Biolog. Centralblatt Bd. IX. 1889.
25. Moore, Eigenbewegung d. Gonococcen. Berl. med. Ges. Dez. 1895.
26. Mosso, Anwendung des Methylgrün zur Erkennung der chemischen Reaction und des Todes der Zellen. Virch. Arch. Bd. CXIII.
27. Müller, Ueber das Reductionsvermögen der Bacterien. Centralbl. f. Bact. Bd. 26.
28. Nakanishi, Vorläufige Mittheilungen über eine neue Färbungsmethode zur Darstellng des feineren Baues der Bacterien. (Münch. med. Wochenschr. 1900. No. 6.)
29. Pappenheim, Ueber Entwicklung und Ausbildung der Erythroblasten. Virch. Arch. Bd. 145.
30. Pfeffer, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Abhdl. d. math. phys. Classe d. Kgl. sächsisch. Gesellschaft d. Wissensch. Leipzig 1889.
31. Derselbe, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Ein Beitrag zur Mechanik des Stoffaustausches. Unters. a. d. Bot. Instit. Tübingen, siehe Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. III. 1883.

32. Plato, Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.
33. Derselbe, Ueber Gonococcenfärbung mit Neutralroth in lebenden Leucocyten. Berl. Klin. Wochenschr. 1899. No. 49.
34. Prowaczek, Vitalfärbungen mit Neutralroth an Protozoen. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. 63. 1898.
35. Przesmycki, Ueber die intravitale Färbung des Kerns etc. Biol. Centralbl. XVII. 1897.
36. Schindler, Beiträge zur Kenntniss der Malpighi'schen Gefässe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXX. 1878.
37. Schulze, O., Die vitale Methylenblau-Reaction der Zellgranula. Anatom. Anzeig. Bd. II. 1887.
38. Solger, Zur Physiologie der sogenannten Venenanlage der Cephalopoden. Zool. Anz. Bd. IV. 1881.
39. Teichmann, Mikr. Beitr. zur Lehre von der Fettresorption. Inaug.-Dissert. 1891.
40. Wittich, Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat. 1875.
41. Zoja, Die vitale Methylenblaufärbung bei Hydra. Zool. Anzeig. Bd. XV. 1892.
42. Richter, Ueber die Anwendung des Neutralroth zur Gonococcenfärbung. Dermat. Zeitschrift. 1900. Heft 2.
43. Plato, Ueber die Beurtheilung des Lebenszustandes und der Leistungen der Phagocyten mittelst der vitalen Neutralrothfärbung. Münch. med. Woch. 1900. No. 36.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

